

Title	ニホンナシの気象生態反応の解析と生育予測モデルの開発(Dissertation_全文)
Author(s)	杉浦, 俊彦
Citation	Kyoto University (京都大学)
Issue Date	1997-11-25
URL	http://dx.doi.org/10.11501/3131585
Right	
Type	Thesis or Dissertation
Textversion	author

ニホンナシの気象生態反応の解析と

生育予測モデルの開発

1997年

杉浦俊彦

ニホンナシの気象生態反応の解析と生育予測モデルの開発

1997年
杉浦俊彦

目 次

緒 言	2
第1章 休眠期の発育	
1.1節 自発休眠覚醒と気温の関係	5
1.2節 他発休眠期の発育と気温の関係	13
1.3節 休眠期発育モデルの統合とその有効性の検証	21
第2章 果実細胞の分裂・肥大	
2.1節 簡便，迅速な果実細胞画像の観察法の開発	26
2.2節 果実細胞の分裂期における気温の影響	29
第3章 果実の発育・生長	
3.1節 果実発育・生長と気温の関係	33
3.2節 果実発育・生長と日射量の関係	42
3.3節 果実生長モデルの有効性の検証	52
総合考察	61
総 括	66
使用記号	69
引用文献	72

緒 言

近年の気象は不安定である。1993年の冷夏では果樹産業に甚大な被害をもたらした(本條ら, 1994), 1994年夏の記録的な高温(北村, 1995)や1995年梅雨期の異常な多雨寡照(八木ら, 1996), あるいは1986/87から9年続いた東日本・西日本の暖冬異変(若原, 1996)なども記憶に新しい。植物の生育はさまざまな環境要因の影響を受けるが, 果樹栽培技術が発達した結果, 環境要因のうち土壌や病虫害については人為的制御がかなり可能となった。しかし, 気象の影響は現在でもなお強大なものであり, 不安定な気象条件下において, 気象の影響を単に定性的ではなく定量的に評価し, 生育を予測する技術開発の重要性が増している。また, 急速に普及・定着した果樹の施設栽培は(鴨田, 1987), 気象を人為的に制御する数少ない手段のひとつである。その環境制御を効率よく行うためには, 環境の影響を定量的に評価するシステムを必要とする。

このような要請に応えるため, 本研究ではニホンナシ(*Pyrus pyrifolia* Nakai)の気象生態反応について研究し, 気象要素から量的な生育予測が可能となる実用的なモデルを開発することを目的とする。果樹のライフサイクルは秋冬季の休眠期および春夏季の生育期に区分され, 休眠期は自発休眠期と他発休眠期に分けられる(Fuchigami and Nee, 1987)。本研究ではニホンナシの生育ステージに沿って, 混合芽の自発休眠覚醒や開花および果実の発育や生長過程を順次モデル化してゆく。なお, 本研究において発育とは発育相の質的变化を指し, 生長とは長さ, 重量などの量的変化を指す(小林, 1986)。

自発休眠覚醒期や開花期の予測は, 施設栽培において欠かせない技術であり, 露地栽培においても受粉作業や防霜対策, 開花前の病害虫防除等を計画的かつ効果的に行うために重要である。果実の収穫期を予測することは収穫, 選果, 出荷計画の立案にとって必要であり, 収穫果実の大きさを予測することによって, 補正摘果を効率的に実施できる。これら予測技術は, 生産者のみならず普及指導あるいは生産調整を行う行政や, 市場・流通関係者にとっても有用な情報を提供する。また, 将来はコンピューターネットワークを介した農業情報システム(田上, 1993)の重要なソフトウェアとなりうる。

これまでも果樹の生育予測あるいは生育モデルに関する研究は多く発表されている。自発休眠覚醒を推定するモデルは古くから研究がなされおり, すでに1932には45°F(7.2°C)以下の低温に遭遇した時間を積算することにより, 自発休眠覚醒期を推定する方法が提唱されている(Weinberger, 1950)。また, Erez and Lavee (1971)やRichardson *et al.* (1974)は複数の温度域を設定し, 温度域ごとに係数を与えることにより, 遭遇した低温を重みづけしながら積算して

ゆく方法(チルユニット)を提案した。これらの手法はニホンナシでも多数, 研究あるいは適用されている(浅野・奥野, 1990; 前川ら, 1989; 西元ら, 1995; 高馬, 1953; 田村ら, 1992a, 1995; 吉村, 1962)。

開花予測のための動的なモデルとしては, 昆虫学分野で公式化された有効積算温度(Arnold, 1959)がニホンナシにおいても古くから利用されてきた(福井ら, 1994; 泉谷・田中, 1972; 熊木, 1980)。近年では土壌学分野で開発された温度変換日数法が応用されることも多い(福井ら, 1994; 小野ら, 1987, 1988a; 前川ら, 1989)。

果実発育・生長と気象要素などの関係のモデル化に関する研究は, 他の農作物と比べて遅れている(DeJong *et al.*, 1990)。モデルの研究は気象要素と無関係にシグモイド曲線など特定の曲線に生長曲線を近似したり(Lakso *et al.*, 1995; Pratt, 1988), 生育初期の果実の大きさからその後の肥大量を予測すること(Batjer *et al.*, 1957; Davis and Davis, 1948; Williams *et al.*, 1969)から始まったが, これらは気象変動には対応できない。近年では果実の生長あるいは発育を気象要素等から動的に予測するモデルも報告されている(Bruchou and Genard, 1996; 地寄ら, 1992; DeJong and Goudriaan, 1989; Fisher, 1962; Genard *et al.*, 1996; Haun and Coston, 1983; 金子・松浦, 1990; 佐藤, 1992; Welte, 1990)。

しかし, 以上の研究のほとんどは, あらかじめモデルの形を決めておき, 実際の栽培データから統計処理によってそのパラメータを決めてゆく「トップダウン型」であるため, 式の形が実体をどの程度表しているのか不明である(Gandar *et al.*, 1996)。また, 実際の栽培データから求めたパラメータは, データの範囲を超える極端な気象条件下では外挿的な予測となるため(高見, 1994), とくに生育予測を必要とする異常気象年における精度が問題となる。また, 気温と日射量など要因どうしの内部相関が高い場合は誤推定を起こしやすい。

このような問題を解決するため, 本研究は生態実験によってニホンナシの発育・生長と関連する複雑な環境要因から単一の要因を抽出し, その要因と発育・生長の関係をできる限り実証的に示す。そのデータを積み上げて, 果樹の生態反応を, 実体に即して再現する機構的なモデルを構築する。さらにモデルの汎用性, 実用性を確認するため過去の栽培データから検証を行う。モデルはチルユニット, 有効積算温度, 温度変換日数など既成の型へのあてはめをするのではなく, 実験結果を素直に数式に表現する形態をとる。理論的に構成された機構的モデルは予測精度, とくに異常気象年での正確な予測が期待できる。また, 気象反応を深く理解するのに役立ち, 他の研究とのリンクによる発展性もある。

機構的モデルはモモの果実生長などで発表されているが(Bruchou and Genard, 1996; DeJong

and Goudriaan, 1989 ; Genard *et al.*, 1996), やはり「トップダウン型」のモデルであり, 果樹において実証的手法によるモデルの研究は少ない. 本研究では, ニホンナシの生育を表現する機構的モデルを, 実証的手法によって構築することをもうひとつの目的とする.

なお, 本研究のうち1.1節(杉浦ら, 1994), 2.2節(杉浦ら, 1996)は口頭で, 1.2節(杉浦ら, 1991b), 1.3節(Sugiura and Honjo, 1997), 2.1節(Sugiura *et al.*, 1995), 3.1節(杉浦ら, 1995), 3.2節(杉浦ら, 1993), 3.3節(杉浦・本條, 1996a)は原著論文として誌上で発表したものをとりまとめたものである.

本論文の取りまとめに当たり, 懇切な御指導と御校閲の労を賜った京都大学農学部 杉浦明教授, 多くの御教示を賜った京都大学農学部 堀江 武教授に心より感謝いたします. また, 常に温かい御指導と激励をいただいた果樹試験場気象研究室 鴨田福也室長(現施設園芸協会専務理事), 本條 均室長(現宇都宮大学農学部助教授)に厚く御礼申しあげます. 多大な御助言, 御協力をいただいた果樹試験場 小野祐幸氏, 朝倉利員氏, 菅谷 博氏(現四国農業試験場), 猪俣雄司氏, 故村瀬昭治氏ならびに人工気象室専門官 長谷川米男氏に深謝いたします.

本研究は膨大な生態実験に依存しており, 実験の遂行やデータの収集に多くの公立試験研究機関の方々の御助力をいただいた. 青森県りんご試験場 福田典明氏, 岩手県専門技術員 大木昭郎氏, 山形県園芸試験場 工藤郁也氏, 福島県果樹試験場 小島 喬氏, 阿部和博氏, 富山県果樹試験場 川嶋 徹氏, 吉田 均氏, 茨城県園芸研究所 佐久間文雄氏, 多比良和夫氏, 植田稔宏氏, 栃木県農業試験場 早田 剛氏, 高野孝夫氏, 埼玉県園芸試験場 奥野隆氏, 浅野聖子氏, 千葉県農業試験場 川瀬信三氏, 神奈川県園芸試験場 井上裕恵氏, 長野県果樹試験場 今川昌平氏, 長野県中信農業試験場 木原 宏氏, 山形県果樹試験場 武井和人氏, 富田 晃氏, 静岡県柑橘試験場 澤野郁夫氏, 岐阜県専門技術員 高木 晃氏, 岐阜県農業総合研究所 尾関 健氏, 岐阜県中山間農業試験場 神尾真司氏, 三重県農業技術センター 輪田健二氏, 兵庫県中央農業技術センター 堀本宗清氏, 広島県果樹試験場 桑田祐二氏, 鳥取県園芸試験場 吉田 亮氏, 島根県農業試験場 山本孝司氏, 倉橋孝夫氏, 安田雄治氏, 愛媛県果樹試験場 福田哲也氏, 芳野茂樹氏, 福岡県園芸研究所 林 公彦氏, 佐賀県果樹試験場 太田政隆氏, 夏秋道俊氏, 熊本県農業研究センター 北村光康氏, 鹿児島県専門技術員 桑幡 廣氏の諸兄, 諸姉に深く感謝の意を表します.

第1章 休眠期の発育

秋から冬にかけて, 落葉果樹は文字どおり落葉し, 生長をほとんど停止するため, 休眠していると呼ばれる. しかし, ここではそのような樹全体の休眠ではなく, 翌春の再生長の原点ともいべき芽の休眠について扱う.

1.1 節 自発休眠覚醒と気温の関係

自発休眠期は, 高温下においても発芽または開花しない期間であり, 低温によって覚醒が促される. 前述のように自発休眠覚醒を予測するモデルとして, これまで低温要求量やチルユニットが使われている. ニホンナシに限らず果樹全般に自発休眠覚醒を示す外見のあるいは生理的な指標が得られてないため, これらのモデルは自発休眠覚醒を予測するためというよりも, むしろ気温の経過から自発休眠が覚醒したかどうかを推定するために利用されている.

本研究では, ニホンナシ混合芽が, 自発休眠が覚醒に向かって進行していく過程を発育としてとらえ, その発育速度と気温の関係を, 実験によって明らかにする. その結果から自発休眠期の発育速度モデルを構築し, かつ露地における栽培データを用いて, モデルの検証を行う. また, このモデルと低温要求量やチルユニットの関係を考察する.

材料および方法

5年生のニホンナシ‘幸水’のポット栽植樹を, 10月23日(1992)および10月20日(1993)から低温恒温室に配置して恒温処理を行った. 処理温度は0, 3, 6, 9, 12℃の5処理とした. 温度は微調整を繰り返し, 処理の精度はどの区においても±1℃以内を保った. 光は暗幕などを用いて遮り, 全ての区とも暗黒とした. 数日おきに1樹ずつ低温処理を中止し, ただちに25℃の自然光人工気象室に移動して高温処理した. 開花が終了するまで高温処理を続け, 開花および出葉状況を調査した. 混合芽から1花でも開花または1葉でも出葉すれば, その混合芽は開花または出葉したと判断した. 全混合芽数当たりの開花芽数を開花率と定義し, 原則として開花率が70%に到達すればその樹は自発休眠から覚醒したものとし, 開花率70%以下の区は, 十分に自発休眠から覚醒していなかったと判定した. ひとつの混合芽より開花し, かつ出葉したものを正常花とし, 全混合芽数当たりの正常花数を正常花率と定義した.

また, 対照として露地に置いたポット栽植樹を, 冬季に数日間隔で, 1樹ずつ順次25℃の自

然光人工気象室に移動して高温処理をした。この試験は、1991/1992年、1992/1993年、1993/1994年の3回行った。1991/1992年は開花調査を、1992/1993年、1993/1994年は開花および出葉調査を低温処理樹と同じ基準で行った。露地における毎正時の気温を熱電対温度計を用いて測定した。

モデルと解析法

1. モデル

発育速度や発育ステージの指標として、Wit *et al.* (1970)や堀江・中川(1990)は、水稻など作物の発育ステージを数値化し(発育指数; Developmental Index), 発育速度(Developmental Rate)をその変化率として表現した。本研究では、この表記法に従い、自発休眠期の混合芽の発育ステージを DVI_t とする。 DVI_t は低温に遭遇し自発休眠覚醒に向うに従い大きくなる数値である。 DVI_t は低温に遭遇したときのみ変化するものと仮定し、自発休眠し、全く低温に遭遇していない状態の芽の発育ステージを $DVI_t=0$ と定義する。また、ある量の低温に遭遇し、自発休眠から覚醒した時点での芽の発育ステージを $DVI_t=1$ と定義する。

1時間当たりの DVI_t の変化量を $DVR_t[h^{-1}]$ とする。 DVR_t は自発休眠期の混合芽の発育速度すなわち1時間当たりの発育量を示し、起算時から n 時間後の DVI_t は

$$DVI_t = \sum_{h=0}^n DVR_t \quad (1)$$

と表せられる。本研究は自発休眠覚醒を支配するのは気温だけで、他の気象要素や時期の影響は無視できると仮定する。そのとき DVR_t は気温のみによって決定される関数となる。

2. DVR の実験的算出法

実験的に恒温状態で経過させた場合、毎時の DVR_t はそれぞれ同値である。温度処理開始期から N_t 時間後に自発休眠から覚醒したとすれば、(1)式は自発休眠覚醒期において

$$1.0 = \sum_{h=0}^{N_t} DVR_t = N_t \cdot DVR_t \quad (2)$$

ゆえに

$$DVR_t = N_t^{-1} \quad (3)$$

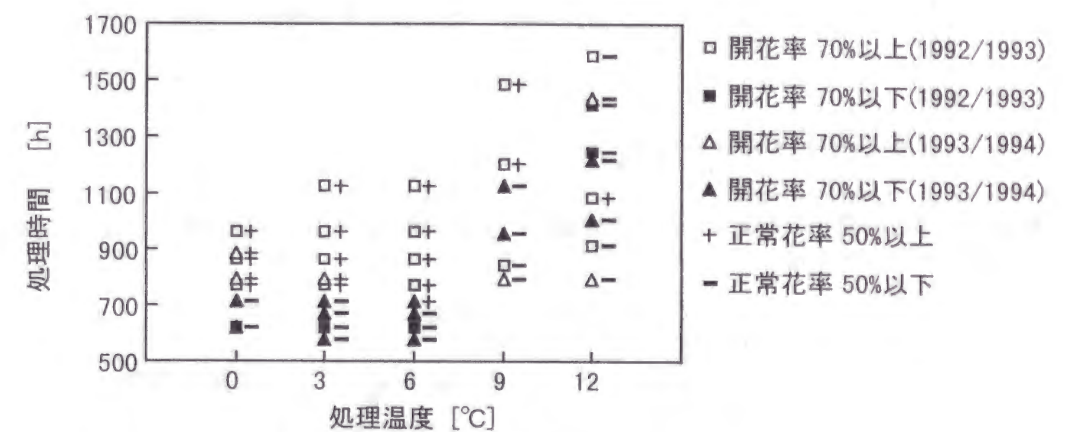
つまり、 N_t の逆数がその温度における DVR_t の実測値となる。

結 果

1. 自発休眠覚醒までの時間

温度処理実験について、処理温度および処理時間別の混合芽の開花状況を第1図に示した。0, 3, 6℃では、770時間以上低温処理すると開花率が70%に到達した。720時間以下では開花率70%に到達しなかった。このことから自発休眠は720時間から770時間の間で覚醒したと判断した。9℃では処理時間が短いものでも70%に到達したが、この場合、正常花が少なかった。そこで正常花率も考慮して自発休眠は1120時間から1200時間の間で覚醒したと判断された。12℃では開花率が70%に到達したものもあったが、正常花が少ないものがほとんどであったため自発休眠は覚醒しなかったと判断した。

対照の露地での開花状況を第2図に示した。この図から1991/1992年は12月24日から1月4日、1992/1993年は12月14日から12月28日、1993/1994年は12月22日から12月30日の間に自発休眠から覚醒したと判断された。



第1図 処理温度・時間と開花率および正常花率の関係。

2. モデルの構築

モデルでは、0, 3, 6℃では約750時間、9℃では約1160時間で自発休眠から覚醒するものとした。(3)式から得られる0, 3, 6, 9℃での DVR_t を第3図に示した。12℃では1600時間以上の処理で自発休眠から覚醒する可能性もあるが、ここでは12℃では $DVR_t=0$ とした。0℃から12℃までの DVR_t は直線で補間した。0℃以下の DVR_t は実験結果から求めることはできないが、0~6℃と同値であると仮定した。12℃以上は0とした。したがって、気温 $t[°C]$ から $DVR_t[h^{-1}]$ を求める式は次のとおりである。

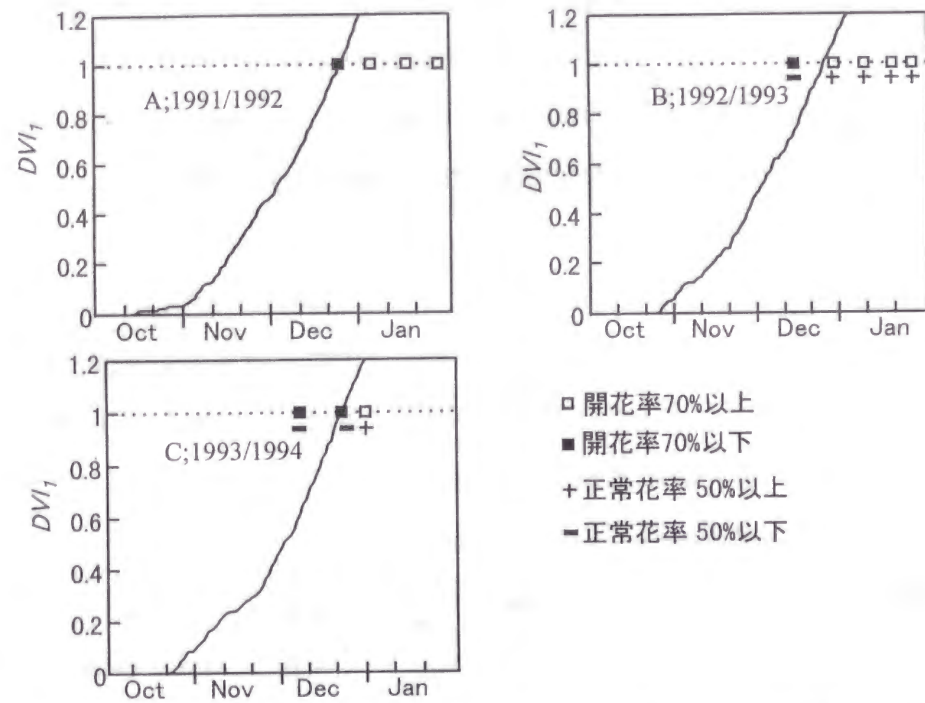
$$t \leq 6 \text{ のとき} \quad DVR_t = 750^{-1} = 1.333 \cdot 10^{-3}$$

$$6 < t \leq 9 \text{ のとき} \quad DVR_t = 2.276 \cdot 10^{-3} - 1.571 \cdot 10^{-4} \cdot t$$

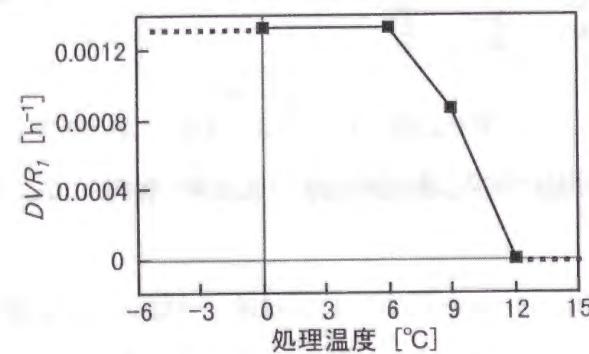
$9 < t \leq 12$ のとき $DVR_t = 3.448 \cdot 10^{-3} - 2.874 \cdot 10^{-4} \cdot t$

$12 < t$ のとき $DVR_t = 0$

(4)



第2図 露地での開花状況および DVI_t の変動. A;1991/1992年, B;1992/1993年, C;1993/1994年.



第3図 処理温度と DVR_t の関係.

3. モデルの正当性の検討

(4)式のモデルは、恒温処理実験の結果であり、変温する自然条件での適合性が不明である。また、複数の仮定をおいている。そこで対照区の結果をモデルに適用して、モデルの正当性を検討した。

1991/1992年, 1992/1993年, 1993/1994年における実測された露地の毎正時の気温を(4)式に代入し DVR_t を1日24点ずつ求め、(1)式から DVI_t を得た(第2図)。 DVI_t の起点はまだ全く気温が 12°C 以下になったことがない、10月1日とした。このモデルから予測された自発休眠覚醒期

すなわち、 DVI_t が1に到達したのは1991/1992年が12月25日、1992/1993年12月24日、1993/1994年12月22日であった。どの年次も対照区の開花状況から得た自発休眠覚醒期と一致し、モデルの正当性は確認されたといえる。

考 察

1. 自発休眠覚醒に有効な温度と時間

ニホンナシにおいて自発休眠覚醒に有効な温度は 7.2°C 以下を基準とすることが多い(西元ら, 1995; 高馬, 1953)。しかし、浅野・奥野(1990)は、切り枝に対して温度処理試験を行い、 10°C が自発休眠覚醒に有効であることを示した。この結果は 9°C でも自発休眠覚醒が確認された本研究と適合する。ただし、同研究では自発休眠覚醒までに必要な時間を約600時間としており、本研究よりもやや短い。これは Williams *et al.* (1979)が指摘しているように枝を切ることが原因と考えられる。西元(1993)、西元ら(1995)は露地で低温を受けた‘幸水’成木の枝条をポット植えの台木に接木して加温するという方法で低温要求量を求め、 7.2°C 以下に750時間さらされれば自発休眠が覚醒することを示した。この実験での気温の変動が不明であり、実験方法も異なるため、本研究との比較は難しいが、自発休眠覚醒に必要な時間数に大きな差はないと思われる。

0°C 以下の温度処理をハードニング前から行うと樹が凍害を受けることや、あるいは温度処理装置の制約から、本研究ではこの温度域での実証試験は行っていない。 0°C 以下の温度が自発休眠に与える影響について、実証試験した例はニホンナシ以外の樹種でも少ないが、Shaltout and Unrath(1983)はリンゴで -1.1°C まで自発休眠覚醒の効果があると推定している。第2図の DVI_t を求めた時に使用した気温の実測値において DVI_t が1になるまでに 0°C 以下を記録したのは3年間の平均で76時間であった。仮に 0°C 以下では自発休眠覚醒効果が全くない(すなわち $DVI_t=0$)とすると、(1)、(4)式のモデルで予測したよりも76時間だけ DVI_t が1になるのが遅れる計算になるが、もともと実験自体が数十時間単位で行われているので、この程度のずれは誤差に入ってしまう。ただし、自発休眠覚醒までに 0°C 以下の気温が数百時間現れるようなことがあれば、(1)、(4)式のモデルが適用できるかは不明である。

Weinberger(1969)は、自発休眠中の高温がモモの休眠覚醒を阻害し、高温を受けると自発休眠覚醒がある程度進んでいても、もとに戻ってしまう可能性を指摘した。しかし、高温の休眠覚醒阻害効果をモデルに取り入れると、芽が自発休眠を始めた当初の気温は高いため、計

算をいつから開始したらよいかという重大な問題が発生する(Dennis, 1994). また, Kobayashi *et al.*(1982)は自発休眠に対する気温の影響は, 自発休眠期において常に一定ではなく, 休眠のステージによって影響が異なるとしている. 実際の自発休眠の温度反応は非常に複雑であり, どのような温度変動に対しても正確に自発休眠覚醒を推定できるモデルの作成は, 現在のところ困難である. 本研究では高温による自発休眠覚醒阻害効果を無視し12℃以上の DVR_t を0としたが, 気温の実測値を適用してモデルの正当性が示された. 今回の実験の範囲や精度では, 阻害効果を無視しても実用上問題ないといえる.

2. 自発休眠の導入とモデルの起算時

自発休眠覚醒は低温条件により導かれるのに対し, 自発休眠への導入については, 短日条件と関係があることがわかっている程度で, 生理的なメカニズムにはもちろん, どのような条件で休眠へ導入されるかということも, 十分にはわかっていない(Dennis, 1994). モデルの起算時は自発休眠導入期とするのが合理的であろうが, ニホンナシの自発休眠導入期は明確ではない. 一般には, 夏季の終わりにはすでに自発休眠に入っていると考えられている(Seeley, 1994). ニホンナシの産地であれば, 夏季に12℃以下になることはほとんどなく, 本研究では起算時を10月1日としたのも, 第2図からわかるように, 日最低気温が12℃以下になるのは10月半ば以降であるためである. 施設栽培により生育ステージが前進した場合, 芽の分化も早く, ニホンナシにおいて収穫期を2週間早めた作型では, 混合芽の分化が10日早くなる. しかし, この場合でも10月上旬には露地の混合芽と形態的な発達段階は等しくなることが報告されている(弦間ら, 1989). また, もし Kawase(1961)が報告したように, 自発休眠が導入の引き金が日長条件であるとすれば, 毎年ほぼ同じ時期から自発休眠が始まると考えられる. 以上のことにより, 自発休眠導入期についてとくに配慮しなくても, 秋季の12℃以下の温度を記録した時点から DVR_t の計算を始めればよいと思われる.

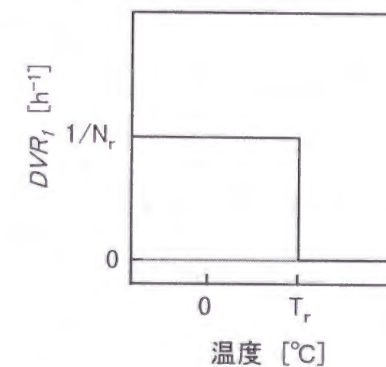
3. 従来のモデルとの関係

低温要求量はある基準温度 T_t [℃] 以下の温度が N_t 時間現れると, 自発休眠から覚醒するというモデルである. これは T_t [℃] 以下の DVR_t が $1/N_t$ [h⁻¹], T_t [℃] 以上の DVR_t が0[h⁻¹]の发育速度モデル(第4図)と同値である.

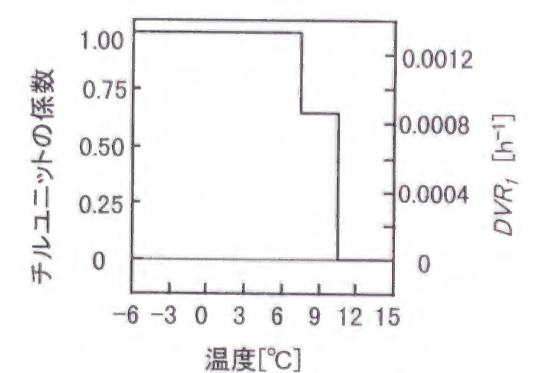
低温要求量による推定は, ある1つのしきい値以下の温度は, 自発休眠覚醒に対し一律に同じ効力があるとする単純なモデルであるが, 実際には温度によって自発休眠覚醒を促す効力は異なる. チルユニット(Erez and Lavee, 1971; Richardson *et al.*, 1974)は複数の温度域を設定し, 温度域ごとに係数を与えることにより, 遭遇した低温を重みづけしながら積算して, 自

発休眠覚醒を予測する方法である. 本研究の実験結果からチルユニットの係数を求めると, 0～6℃は最も効果が高いので係数は1であり, 9℃での係数は760/1160すなわち0.65, 12℃では0となる. 温度域の境界を実験時の処理温度の中間の温度とすれば第5図のような係数が得られる. この係数を積算してゆき750に到達したときが, チルユニットで推定した自発休眠覚醒期である. このチルユニットの係数は, 第5図に示したように, 第3図の DVR_t の値を直線ではなく階段状に補間し, さらに750倍したものである. チルユニットのような階段状モデルは実際に予測に使用する際, 計算がしやすいという長所があるが, 計算機が普及した現在ではそのメリットは小さい. また, 最も効果が高い温度の係数を1としているのは, このモデルが低温要求量から発展したモデルであることに起因しており, その必要性はすでにない.

以上のことから低温要求量やチルユニットは发育速度モデルの特殊な一例であることがことが示された.



第4図 T_t ℃以下の低温が N_t 時間現れると自発休眠覚醒する場合の发育速度モデル.



第5図 チルユニットの係数と DVR_t の関係.

摘 要

外見的には明らかでない混合芽の自発休眠覚醒を気温から推定, 予測可能なモデルの開発を行った. ニホンナシ‘幸水’のポット栽植樹に恒温処理し, その後加温した. 開花状況から自発休眠覚醒までの時間を測定し, 以下の結果を得た.

1. 0, 3, 6℃では約750時間, 9℃では約1160時間で自発休眠から覚醒し, 12℃では覚醒しなかった.
2. 実験結果をもとに気温と发育速度の関係を数式化し, 気温の経過から自発休眠覚醒を予測するモデルを構築した.
3. 露地において自発休眠覚醒期を実験的に測定し, 上記モデルから推定した自発休眠覚醒期と比較した結果, モデルの正当性が確認された.
4. 低温要求量およびチルユニットも发育速度モデルの特殊な場合であることを数学的に示

した。

1.2 節 他発休眠期の発育と気温の関係

他発休眠期は、高温によって発芽や開花が促される期間でありその気象生態反応は自発休眠期と大きく異なる。この期間の発育は開花と直結するため、従来から気温との関係が研究され、ニホンナシでも回帰式(青木ら, 1985; 福井ら, 1994; 泉谷・田中, 1972; 村岡・三好, 1990; 中川, 1972)や、有効積算温度(福井ら, 1994; 泉谷・田中, 1972; 熊木, 1980), 温度変換日数法(福井ら, 1994; 前川ら, 1989; 小野ら, 1987, 1988a)などの適用が検討されてきた。しかし、これらの手法は、過去の栽培データと気象データから統計的にパラメータを決定したものである。

ここでは機構的モデルを開発するため、実証実験により他発休眠期における混合芽の発育速度と気温の関係を明らかにする。さらに圃場栽培樹のデータを用いてモデルの検証を行う。また、従来のモデルと発育速度モデルの関係を示す。

材料および方法

埼玉県園芸試験場(久喜市)で、ポット栽植された4年生のニホンナシ‘幸水’および‘豊水’を供試し、自発休眠が十分完了したと思われる1月24日(1989年)に果樹試験場(つくば市)に移動して、温度処理を開始した。処理区は6.8℃, 10℃, 13℃, 16℃, 18℃, 22℃, 26℃, 31℃の8区とした。温度は微調整を繰り返し、処理の精度はどの区においても±1℃以内を保った。このうち6.8℃区と10℃区は冷蔵庫で、22℃区は恒温室で、その他は自然光人工気象室を利用して、開花期まで恒温状態を保持した。光は暗幕などを用いて遮り、全ての区とも暗黒とした。‘幸水’は各区2樹ずつ、‘豊水’は各区1樹ずつ供試した。生育調査は毎日行い、総開花数の3割以上開花した日を開花期とした。

対照として埼玉県園芸試験場内で露地栽培されている成木の開花期調査も、併せて行った。同場の気象データとして、同場内で観測されているアメダス時別値(久喜)の毎正時ごとの気温データを用いた。

モデルと解析法

自発休眠期と同様な手法により、他発休眠期の発育を解析した。すなわち、他発休眠期における混合芽の発育ステージを DVI_2 と表記し、 DVI_2 は高温に遭遇し開花に向かうと大きくなる数値で表す。ここでは温度処理開始期の DVI_2 を0、開花期の DVI_2 を1と定義する。

1時間当たりの DVI_2 の変化量すなわち他発休眠期の发育速度を DVR_2 とする。温度処理開始期から n 時間後の DVI_2 [h^{-1}] は

$$DVI_2 = \sum_{h=0}^n DVR_2 \quad (5)$$

と表せられる。

ニホンナシは、開花期以前は一般的に出葉しておらず、光が DVI_2 に与える影響は小さいと考えられるため、本研究では DVI_2 は気温のみによって決定される関数であると仮定する。前節と同様、実験的に恒温状態で経過させた場合、毎時の DVR_2 はそれぞれ同値であるから、温度処理開始期から N_2 時間後に開花したとすれば、

$$DVR_2 = N_2^{-1} \quad (6)$$

である。

結 果

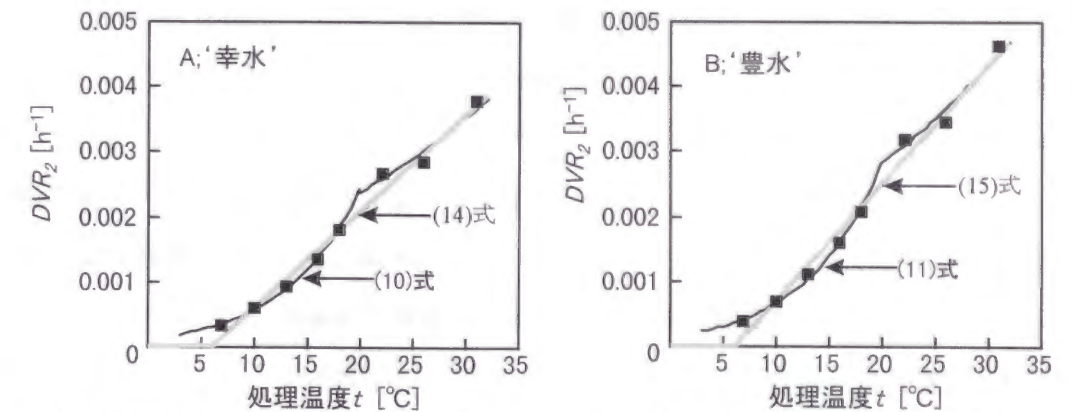
1. 发育速度のパラメータ

実験の結果を第1表に示した。実測の DVR_2 は、処理開始期から開花期までの日数と、(6)式から求められる。実測の DVR_2 [h^{-1}] と処理温度 t [$^{\circ}C$] の関係を第6図に示した。6.8 $^{\circ}C$ から31 $^{\circ}C$ の間では高温ほど開花までの发育速度が大きくなった。両者の関係を数式化するため第7図に $\ln(DVR_2)$ と T^{-1} をプロットした。ここで T [k] は t [$^{\circ}C$] の絶対温度である。すなわち、

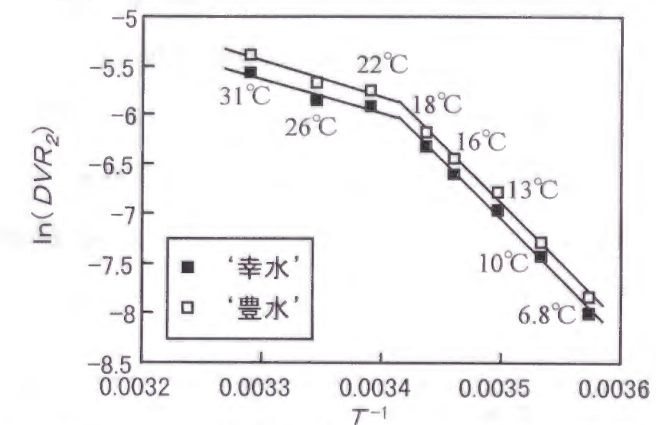
$$T = t + 273 \quad (7)$$

この図から $\ln(DVR_2)$ と T^{-1} は、6.8 $^{\circ}C$ から18 $^{\circ}C$ まではほぼ直線関係にあることが示された。22 $^{\circ}C$ 以上はこの直線から外れるため、第7図に示したように20 $^{\circ}C$ を転換温度とする2直線で近似した。この2直線のそれぞれの回帰式は次のとおりであった。

第1表 処理開始期から開花期までの所要時間。		
処理温度 [$^{\circ}C$]	開花までの所要時間[h]	
	‘幸水’	‘豊水’
6.8	2976	2520
10	1680	1464
13	1056	888
16	732	624
18	552	480
22	372	312
26	348	288
31	264	216



第6図 処理温度 t と DVR_2 の関係。— は近似曲線，— は有効積算気温モデル。A: ‘幸水’，B: ‘豊水’。



第7図 T^{-1} と $\ln(DVR_2)$ の関係。直線は、6.8~18 $^{\circ}C$ および22~31 $^{\circ}C$ の回帰線。

‘幸水’ では

$$\begin{aligned} t \leq 20 \text{ のとき } \ln(DVR_2) &= 35.27 - 12094T^{-1} \\ 20 < t \text{ のとき } \ln(DVR_2) &= 5.82 - 3474T^{-1} \end{aligned} \quad (8)$$

‘豊水’ では

$$\begin{aligned} t \leq 20 \text{ のとき } \ln(DVR_2) &= 35.15 - 12014T^{-1} \\ 20 < t \text{ のとき } \ln(DVR_2) &= 6.83 - 3719T^{-1} \end{aligned} \quad (9)$$

これらの式を変形すれば DVR_2 [h^{-1}] と気温 t [$^{\circ}C$] の関係を示す次の式が得られる。

‘幸水’ では

$$\begin{aligned} t \leq 20 \text{ のとき } DVR_2 &= 2.078 \cdot 10^{15} \exp(-12094T^{-1}) = 2.078 \cdot 10^{15} \exp\{-12094(t+273)^{-1}\} \\ 20 < t \text{ のとき } DVR_2 &= 338.2 \exp(-3474T^{-1}) = 338.2 \exp\{-3474(t+273)^{-1}\} \end{aligned} \quad (10)$$

‘豊水’ では

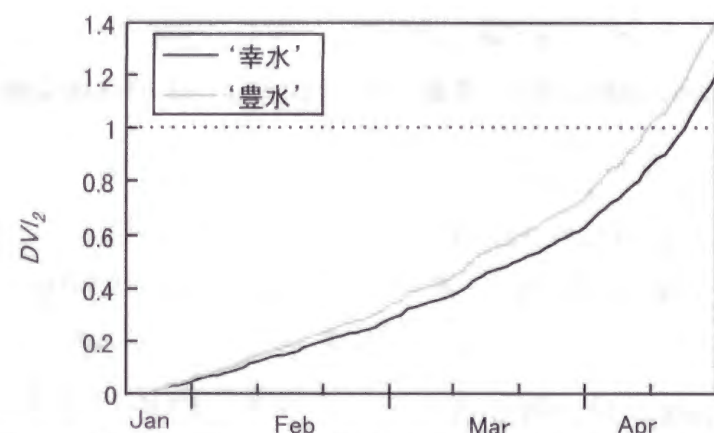
$$\begin{aligned} t \leq 20 \text{ のとき } DVR_2 &= 1.837 \cdot 10^{15} \exp(-12014T^{-1}) = 1.837 \cdot 10^{15} \exp\{-12014(t+273)^{-1}\} \\ 20 < t \text{ のとき } DVR_2 &= 927.6 \exp(-3719T^{-1}) = 927.6 \exp\{-3719(t+273)^{-1}\} \end{aligned} \quad (11)$$

$DVR_2[h^{-1}]$ と $t[^\circ C]$ の関係は $20^\circ C$ を転換温度とする2曲線(10), (11)式で近似できた。これらの曲線を第6図に示した。(5), (10), (11)式が他発休眠期の発育を表すモデルである。

2. モデルの正当性の検討

(5), (10), (11)式のモデルの正当性を検討するために、埼玉県園芸試験場内の圃場に栽植されているニホンナシの成木の開花期の推定を行った。この圃場の樹は、温度処理実験で用いたポット栽植の樹と温度処理開始以前において同じ気象条件下で発育しており、その時点では実験に用いた樹と同一の発育ステージに達していたと考えられる。

(10), (11)式に同場内で実測された毎正時の気温データを代入し、 DVR_2 を求めた。ここで $t > 20^\circ C$ の値は、実験のデータ数が3点と少ないため有意性に問題が残るが、実際には開花前に日最高気温が $20^\circ C$ を越えた日はほとんどなく、その影響は微小であった。(5)式によって1月24日以降の DVI_2 の推定値を求めた(第8図)。この DVI_2 から得られた開花期の推定値すなわち $DVI_2=1$ となった日は、‘豊水’が4月10日(実測値4月10日)、『幸水’は4月15日(実測値4月12日)であった。推定値と実測値の差は3日以内となり、このモデルの正当性が証明されたといえる。



第8図 埼玉県園芸試験場における DVI_2 の変動。 DVI_2 は1989年1月24日から起算した。

考 察

1. 従来モデルとの比較

すでに発表されたニホンナシの開花予測法としては、開花期と気温の関係を回帰式で表したもの(青木ら, 1985; 福井ら, 1994; 泉谷・田中, 1972; 村岡・三好, 1990; 中川, 1972)、気温のほか降水量や日照時間を用いて重回帰分析したもの(熊木, 1980)、有効積算温度(福井ら, 1994; 泉谷・田中, 1972; 熊木, 1980)や、温量指数(築取ら, 1960)を利用したもの、ソメイヨシノなど他樹の開花日との関係を検討したもの(青木ら, 1985; 前川ら, 1989; 村岡・

三好, 1990)、温度変換日数法の理論を用いたもの(福井ら, 1994; 前川ら, 1989; 小野ら, 1987, 1988a)などある。このうち開花直前の気象変動にも対応可能な動的モデルは、有効積算温度と温度変換日数法である。ここでは発育速度モデルとこれら動的モデルとの関係を考察する。

1.1 有効積算温度

泉谷・田中(1972)、熊木(1980)および福井ら(1994)の有効積算温度によるニホンナシの開花予測の試みは過去の栽培結果から発育零点等を統計的に求めたものであるが、本研究のように恒温処理試験をおこなっていれば、Arnold(1959)が公式化した手法により系統的にモデルのパラメータを得ることができる。これは処理温度 $t[^\circ C]$ と発育零点 $t_0[^\circ C]$ の差と発育時間 $N_2[h]$ の積を有効積算温度 $DH[^\circ C \cdot h]$ として

$$DH=(t-t_0) \cdot N_2 \quad (12)$$

ゆえに

$$N_2^{-1}=DH^{-1} \cdot t - DH^{-1} \cdot t_0 \quad (13)$$

ここで N_2^{-1} と t の関係の1次回帰式と、 t の1次式である(13)式の係数を比較し、パラメータ t_0 および DH が求まるというものである。

$N_2^{-1}=DVR_2$ ((6)式)なので N_2^{-1} と t の関係はすでに第6図に示されている。これらの関係の1次回帰線を第6図に示した。この回帰式は

$$\text{‘幸水’では} \quad N_2^{-1}=1.480 \cdot 10^{-4} \cdot t - 8.410 \cdot 10^{-4} \quad (14)$$

$$\text{‘豊水’では} \quad N_2^{-1}=1.811 \cdot 10^{-4} \cdot t - 1.0827 \cdot 10^{-3} \quad (15)$$

であった。これらの式と(13)式を比較して、『幸水’は有効積算温度 $6757^\circ C \cdot h$ 、発育零点 $5.88^\circ C$ 、また『豊水’ではそれぞれ $5522^\circ C \cdot h$ 、 $6.18^\circ C$ が得られる。

以上のことから明らかなように有効積算温度は発育速度を

$$t < t_0 \text{ のとき } DVR_2=0$$

$$t \geq t_0 \text{ のとき } DVR_2=DH^{-1} \cdot t - DH^{-1} \cdot t_0 \quad (16)$$

の2直線で近似したモデルである。ここに有効積算温度は温度と発育速度の関係を常に1次式((16)式)で近似する発育速度モデルの特殊な1例であることが示された。

第6図から明らかなようにニホンナシの開花までの発育は直線よりも(10), (11)式のような曲線に近い。したがって、有効積算温度より(10), (11)式の精度が高いといえる。

開花予測にモデルを使用する場合、(10), (11)式を用いても(14), (15)式を用いても、実験の温度範囲が $6.8^\circ C$ から $31^\circ C$ なので、 $6.8^\circ C$ 以下あるいは $31^\circ C$ 以上は外挿した値を用いることに

なる。実際には31℃以上の高温が現れる可能性は小さいが、露地栽培では6.8℃以下の低温にしばしば遭遇する。第6図からわかるように DVR_2 は緩い曲線を描いているが、これを(16)式のような直線で近似すると、6.8℃以下の外挿した部分の誤差は大きくなってしまう。低温域での DVR_2 の推定は、(10)、(11)式の方が(16)と比べてとくに誤差が小さいといえる。

1.2 温度変換日数法

温度変換日数の理論はアレニウスの法則を引用して、生物活性と温度との関係を指数関数的に解析するものである。ここでは温度変換日数法と発育速度モデルの関連について検討する。

(10)、(11)式に示した発育速度モデルはパラメータ A, B を用いて次のように一般化できる。

$$DVR_2 = A \exp(B \cdot T^{-1}) \quad (17)$$

また、温度変換日数法のモデルは次式で一般化される(金野・杉原, 1986)。

$$DTS = \sum \exp\{E_a(T - T_e)(R \cdot T \cdot T_e)^{-1}\} \quad (18)$$

ここで

DTS ; 温度変換日数 [day]

E_a ; 見かけの活性化エネルギー [$J \cdot mol^{-1}$]

R ; 気体定数 [$8.314 J \cdot K^{-1} \cdot mol^{-1}$]

T ; 絶対温度 [K] $= t + 273^\circ C$

T_e ; 標準温度 [K]

である。このモデルを予測に使用するとき DTS を0から積算してゆき D_e に到達したとき開花とみなす。 D_e はあらかじめ求めておくべき値で、常時、標準温度 T_e で推移したときの開花までの日数を表す。

さて、(18)式を変形すると

$$DTS = A^{-1} \exp(E_a \cdot R^{-1} \cdot T_e^{-1}) \cdot \sum A \exp(-E_a \cdot R^{-1} \cdot T^{-1}) \quad (19)$$

であるから、

$$E_a \cdot R^{-1} = B \quad (20)$$

となるような E_a を与えれば、(5)、(17)、(19)式から

$$DTS = \{A \exp(B \cdot T_e^{-1})\}^{-1} \cdot DVI_2 \quad (21)$$

である。ここでは常時、標準温度 T_e で推移したとき D_e で開花すると仮定しているので(6)、(17)式から

$$D_e^{-1} = A \exp(B \cdot T_e^{-1}) \quad (22)$$

である。ゆえに(19)式は

$$DTS = D_e \cdot DVI_2 \quad (23)$$

(23)式は DVI_2 が0から1まで変化すると同時に DTS が0から D_e まで変化することを示す。したがって、(17)式と(18)式のモデルでは予測の開花日が全く同時になることが数学的に示された。このことは温度変換日数法も発育速度モデルの特殊な1例で、式の形を(10)、(11)式のような指数関数型にした場合であるといえる。

2. DVI_2 の起算時

実験で温度処理に用いた樹と、モデルの有効性を検討する際に用いた露地栽培の成木は、温度処理前の発育ステージが等しいと仮定している。そのため DVI_2 の起算時を温度処理開始時としてモデルの有効性を検証した。しかし、このモデルを実際に開花期の予測に利用する場合に、起算時をいつにするかは重要な問題である。発育指数 DVI を用いてイネやダイズなどの発育予測をする場合、起算時を出芽期(中川・堀江, 1995)や播種期(鮫島・岩切, 1987)とするのが一般的であるが、果樹の開花期の予測においては、起算時をいつにするかは明らかではない。温度変換日数法による予測の研究ではパラメータを統計的に求めることが多く、 DTS の起算日もまた、パラメータの1つとして求められる(福井ら, 1994; 前川ら, 1989; 小元・青野, 1989; 小野ら, 1987, 1988bc)。この方法では起算時は年次によらず一定の地域固有の定数としてとらえられている。しかし、他発休眠期における芽の発育の前提となる自発休眠覚醒期は、次節で示すように年次間差があり、起算時を定数として扱うのは合理的なものとはいえない。この問題については次節で詳しく取り上げる。

3. DVI_2 のパラメータ

本研究で得たモデル(10)、(11)式は、20℃を境に(17)式のパラメータが変わる。小野ら(1988a)は、温度変換日数法を用いてニホンナシの開花日予測を試みた報告のなかで、20℃付近でモデルのパラメータが変化するとしており、本研究と一致する。

(17)式のパラメータ A は、式の形から明らかなように、 T が無限に大きいときの発育速度 DVR_2 である。 DVR_2 の計算には有用な値であるが現実的な意味はない。そこで温度変換日数法のように現実的な温度 T_e [K] を標準温度とすると、この温度での発育速度 DVR_{2E} [h^{-1}] はつぎの式で与えられる。

$$DVR_{2E} = A \cdot \exp(B \cdot T_e^{-1}) \quad (24)$$

(17)、(24)式から A が消去できて

$$DVR_2 = DVR_{2E} \cdot \exp\{B \cdot (T_e - T)(T \cdot T_e)^{-1}\} \quad (25)$$

このようにしてAの代わりに現実的な意味のある DVR_{2E} をパラメータとして用いることができる。

(17)式のもうひとつのパラメータBは(20)式からわかるように温度変換日数法ではパラメータ E_a に相当する。温度変換日数法は化学反応速度に関するアレニウスの法則を作物の発育に当てはめたものであるため、パラメータ E_a は見かけの活性化エネルギーという名称が与えられているが、植物生理学的な実態については不明(小野ら, 1988a)である。これはニホンナシの感温特性に関する重要なパラメータであるが、その意味付けは今後の課題として残されている。

摘 要

開花予測のために重要な、他発休眠期の混合芽の発育をモデル化するため、自発休眠から覚醒したニホンナシ‘幸水’および‘豊水’のポット栽植樹に恒温処理を行った。開花するまでの時間を測定、解析して、以下の結果を得た。

1. 温度が6.8℃～31℃の範囲では高温区ほど開花が早かった。
2. 実験結果をもとに気温と発育速度の関係を数式化し、気温の経過から開花期を予測するモデルを構築した。
3. 圃場における開花期と、上記モデルから推定した開花期を比較した結果、モデルの正当性が確認された。
4. 上記モデルは有効積算温度によるモデルと比べ精度が高かった。また、温度変換日数法とは数学的に同値となることが示された。有効積算温度や温度変換日数法も発育速度モデルの特殊な場合であることを数学的に示した。

1.3 節 休眠期発育モデルの統合とその有効性の検証

1.1, 1.2節では自発休眠期および他発休眠期における混合芽の発育と気温の関係についてモデル化した。実際の開花期は他発休眠期の発育のみならず、自発休眠覚醒期の早晩にも影響されるため、開花期を正確に予測するためには両者を結合させる必要がある。しかし、1.2節ではモデルの起点を十分自発休眠が覚醒したある日としているため、両者の接続点は必ずしも明確ではない。また、自発休眠から覚醒し、高温で開花できるような状態になった直後において、さらに低温を与えた場合、開花に必要な高温の時間数が短くなることもよく知られている(Brundell, 1976; Campbell and Sugano, 1979; Couvillon and Erez, 1985; Couvillon and Hendershott, 1974)。

ここではこの2つのモデルの最適な接続法を検討し、実用的な開花予測モデルを完成させる。また、完成したモデルの精度を明らかにすることにより、モデルの有効性を検証する。なお、この節は実証試験が精度的に困難であると思われたので、統計解析によって行った。

解析データおよび解析法

本研究では、果樹系統適応性・特性検定試験成績検討会資料[落葉果樹](果樹試験場編)に記述されている圃場栽培樹の生態調査記録から、試験場内にアメダスが設置されている埼玉県園芸試験場、富山県果樹試験場、島根県農業試験場の3地点を選んだ。得られたデータは、1980-1990および1993-1994年(埼玉県園芸試験場)、1980-1986および1988-1991年(富山県果樹試験場)、1983-1991年(島根県農業試験場)の延べ33年間におけるニホンナシ‘幸水’の開花始日および開花終日である。ここで開花始とは連続して咲いた最初の日であり、開花終とは全体の20～30%の花弁が散った日であるが(果樹試験場編, 1984)、これらの調査は圃場において直感的に行われている。町田(1982)が品種特性研究に用いた方法に従い、開花始日および開花終日の中間の日を実測の開花中央日と定義し、解析に用いた。開花中央日は概ね満開期に相当する。

アメダス久喜(埼玉県園芸試験場)、魚津(富山県果樹試験場)、出雲(島根県農業試験場)の時刻別値(毎正時の気温)を実測の気温として用いた。

データ解析は、実測の気温を、自発休眠覚醒期を推定する(1)、(4)式および他発休眠覚醒期を推定する(5)、(10)式のモデルに適用し、その計算結果が、実測の開花中央日においてどのような値をとるかを解析することにより行った。このとき両モデルの接合方法を異にした以

下の2つのモデルを検討した。

モデル1

実測の気温を(1), (4)式に適用し, $DVI_f=1$ となった時点で(5), (10)式に実測の気温を適用して DVI_2 の計算を開始した。この場合, 開花期を推定するための発育ステージを DVI_f , 発育速度を DVR_f と表記すると,

$$\begin{aligned} DVI_f &= \sum DVR_f \\ DVI_f \leq 1 \text{ のとき } DVR_f &= 0 \\ DVI_f > 1 \text{ のとき } DVR_f &= DVR_2 \end{aligned} \quad (26)$$

である。

モデル2

アメダスデータを(1), (4)式に適用し, $DVI_f=1$ となった後も低温積算期間を延長し, $DVI_f=1+\alpha$ ($\alpha > 0$)となった時点で(5), (10)式を用いて DVI_2 の計算を開始した。この場合は,

$$\begin{aligned} DVI_f &= \sum DVR_f \\ DVI_f \leq 1+\alpha \text{ のとき } DVR_f &= 0 \\ DVI_f > 1+\alpha \text{ のとき } DVR_f &= DVR_2 \end{aligned} \quad (27)$$

である。

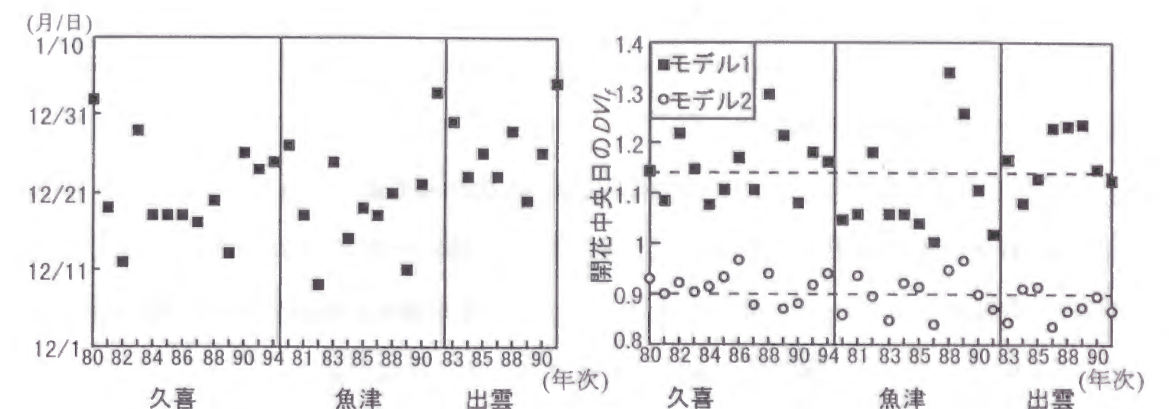
結 果

1. モデル1の場合

(1), (4)式から求めた $DVI_f=1$ となった日を第9図に示した。これは12月上旬から1月始まで分布した。モデル1によって求めた, 実測の開花中央日における DVI_f の計算値を第10図に示した。1.2節の実験から得られた(5), (10)式のモデルでは, $DVI_f=1$ のとき開花期としているが, これは同節で述べたように, 総開花数の3割以上開花した日である。解析データの開花中央日は満開期に相当し, これとは異なるので, もし(26)式のモデルが正しくても, 開花中央日の DVI_f は1にはならないが, ある狭い範囲に分散するはずである。しかし, 第10図に示したように開花中央日の DVI_f は1.00から1.34まで平均値1.14の前後に広く分布し, 3県の計算値を込みにしたときの標準偏差は大きく0.081であった。このことはこのモデルでは精度よく開花中央日を予測できないことを示す。

このばらつきの原因を明らかにするために, $DVI_f=1$ となった日(DVI_f の起算日)から40日後の DVI_f を求め, 先に求めた開花中央日における DVI_f との関係を示した(第11図)。両者の相関

は強く, DVI_f の起算日直後の DVR_f の過大評価が実測の開花中央日における DVI_f のばらつきの大きな原因になっていることが示された。



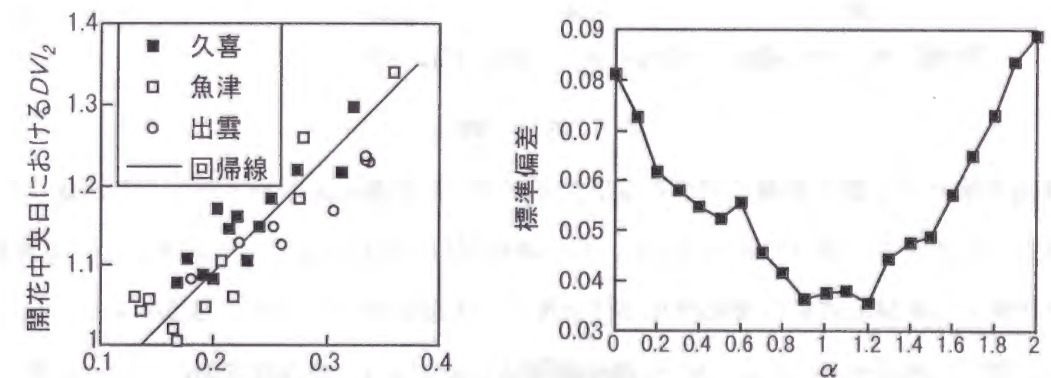
第9図 久喜, 魚津, 出雲における $DVI_f=1$ となる日。

第10図 モデル1およびモデル2($\alpha=1.2$)で計算したときの 実測の開花中央日における DVI_f 。破線は平均値。

2. モデル2の場合

モデル2の α を0.1から2まで, 0.1単位で変動させそれぞれの実測の開花中央日における DVI_f の値を求めた。さらに3県の計算値を込みにしたときの標準偏差求めた(第12図)。標準偏差は α が0.9から1.2のとき小さくなり, とくに $\alpha=1.2$ のとき最低の0.036となった。これはモデル1のときの標準偏差0.081の半分以下であった。

$\alpha=1.2$ のときの実測の開花中央日における DVI_f の値を第10図に示した。 DVI_f は0.90を中心に分布した。



第11図 起算後40日の DVI_f が開花中央日の DVI_f におよぼす影響。

第12図 モデル2における α を変動させて 求めた実測の開花中央日における DVI_f の標準偏差。

3. 開花中央日を予測するモデル

以上の解析結果より最も精度のよい開花中央日を推定するモデルは次のとおりである。

$$DVI_f = \sum DVR_f \quad [DVI_f=0.9 \text{ のとき推定の開花中央日}] \quad (28)$$

とすると

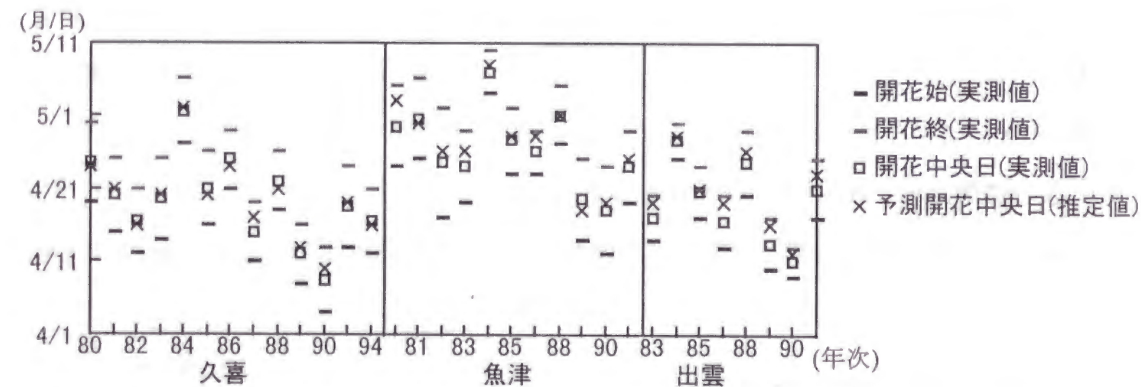
$$DVI_1 \leq 2.2 \text{ のとき } DVR_1 = 0$$

$$DVI_1 > 2.2 \text{ のとき } DVR_1 = DVR_2 \quad (29)$$

(1), (4), (5), (10), (28), (29)式により‘幸水’の開花中央日が予測できる。

4. モデルの予測精度の検証

モデルの予測精度を検証するため、3県における実測の気温データを(1), (4), (5), (10), (28), (29)式に適用して開花中央日を推定した(第13図)。実測の開花中央日は4月8日から5月7日まで約1カ月の幅で分布したが、推定日はよく追従し、推定誤差(=RMSE=平均2乗誤差の平方根)はわずか1.36日であり、実測日と推定日の差はもっとも誤差の大きい日でも3日であった。実測データは目視によって直感的に得られているため、実測時の誤差も1, 2日はあり得る。(29)式の推定誤差はこの測定誤差に含まれてしまう程度であり、モデルの精度は十分実用の範囲である。



第13図 モデルから推定した開花中央日と実測の開花中央日。

考 察

開花予測をする際に高温に対する反応だけでなく、自発休眠覚醒についても考慮するモデルはニホンナシでの報告は前例がない。他の樹種では、自発休眠期はチルユニットを積算し、自発休眠から覚醒した後は有効積算温度を用いて高温を積算してゆく GDH モデル(Ashcroft *et al.*, 1977; Richardson *et al.*, 1975; Spiegel-Roy and Alston, 1979)や GDH モデルを改良した ASYMCUR モデル(Anderson *et al.*, 1986; Anderson and Richardson, 1987; Richardson *et al.*, 1986)が発表されている。これらはいずれも自発休眠覚醒直後から高温を積算してゆくものである。

自発休眠覚醒直後は低温も開花促進に有効であることがセイヨウナシを含む複数の樹種で知られている(Couvillon and Hendershott, 1974; Brundell, 1976; Campbell and Sugano, 1979;

Couvillon and Erez, 1985)。ニホンナシでは自発休眠覚醒後の低温の影響についての報告はないが、本研究の第11図は、自発休眠覚醒後もしばらくは低温の発育促進効果を見逃すことができないことを示している。

伊藤(1991)、青野・佐藤(1996)は開花予測のため、自発休眠期において低温を積算するだけでなく、自発休眠の進行程度に応じて高温をも積算するモデルを考案した。ただし、これらは自発休眠期における高温の影響の有無を実証したものではない。このように自発休眠覚醒後も低温の発育促進効果が示されたり、あるいは自発休眠期において高温を積算するモデルが検討されるのは、自発休眠期と他発休眠期の境界が明確でないことに起因する。両者がオーバーラップすることは、すでに1953年に Doorenbos によって指摘されている(Saure, 1985)。

Kobayashi and Fuchigami (1983)は切り枝を加温後、発芽に至るまでの日数の長さで、自発休眠期における発育ステージあるいは自発休眠の深さを評価した。この考え方に従うと、本研究の結果は、 $DVI_1=1$ ではまだ自発休眠中であり、高温処理により開花はするが、高温だけでは開花まで長い時間を必要とするステージということになる。また、 $DVI_1=2.2$ が自発休眠覚醒期あるいはその付近のステージを指すことになる。どのステージをもって自発休眠覚醒期と定義すべきかという問題は気象生態反応だけでは解決が難しく、植物体内における生理現象の解明が進むことを待つ必要がある。少なくとも本研究における $DVI_1=1$ は、加温すれば開花が可能となるステージ、 $DVI_1=2.2$ は低温の開花促進効果が概ねなくなるステージであるといえる。

摘 要

気温からニホンナシ‘幸水’の開花期を予測する実用的なモデルを開発するため、自発休眠期および他発休眠期における混合芽の発育モデルについて、最適な接続法を栽培記録の統計解析により検討して、以下の結果を得た。

1. 自発休眠覚醒直後から他発休眠のステージに移るのではなく、あるステージまで自発休眠のステージを継続するというモデルが構築された。
2. このモデルにより推定された開花中央日は、推定誤差わずか1.36日で、埼玉、富山、島根県の記録と一致し、実用に十分な精度が得られた。

第2章 果実細胞の分裂・肥大

果実の発育・生長は果実細胞の発育・生長である。果実の生育モデルをより理論的なものにするために、ここでは果実の生育を細胞レベルで検討する。

2.1 節 簡便、迅速な果実細胞画像の観察法の開発

果実の大きさは、細胞の大きさおよび数でほとんど決まる。そこで果実の生育をモデル化する場合、気象要素が細胞分裂および細胞肥大に与える影響を把握できれば、果実生育をより忠実に再現する機構的モデルを作成しうる。しかし、細胞分裂の時期や分裂数、細胞肥大の速度に対する気象要素の影響については、研究例が少なく実体について不明な点が少なくない。これは果実の細胞数や大きさは個体差が大きいにも関わらず、果実の細胞を調査するために従来主流である包埋切片法を用いると、大量のサンプルを処理するために膨大な労力を要することに起因する。

ここでは細胞画像を簡便、迅速に得るため、葉面の気孔を観察するためによく用いられるスンプ法(石原ら, 1971)により、果実切片の細胞画像が得られるかどうかを検討し、その技術を確立する。また、近年普及している顕微鏡ビデオカメラは、従来からある実体顕微鏡と比べ、高倍率で物体の表面が観察できる。そこで顕微鏡ビデオカメラを用いて果実細胞を観察する技術をあわせて開発する。

材料および方法

1. スンプ法

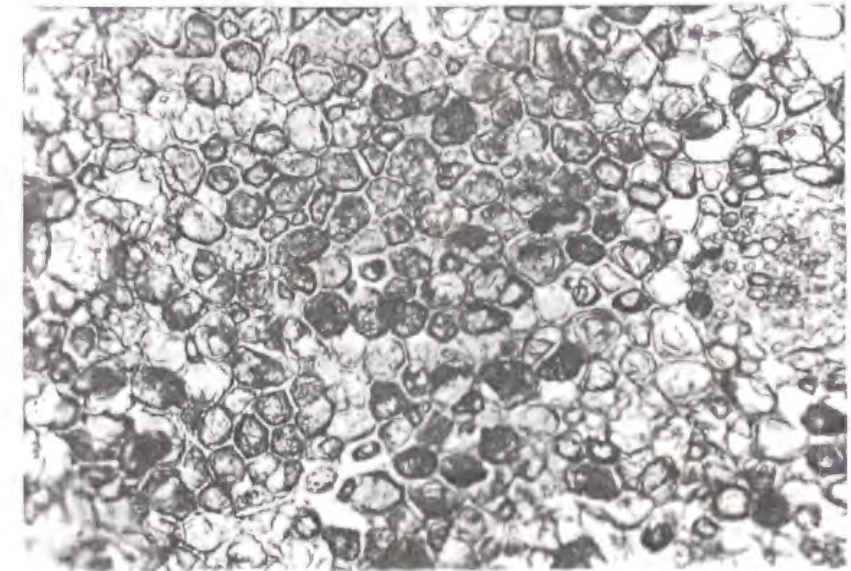
開花後43日のニホンナシ‘幸水’の果実を供試した。かみそりにより赤道面で2分して、切断面における半径の中央部に酢酸メチルを塗布した。そこへ厚さ0.08mmのアセチルセルロースフィルムを約1分間、押しつけ、型どりした。数分間、乾燥させた後、完成したレプリカを、投影器付きの光学顕微鏡で観察した。

2. 顕微鏡ビデオカメラ観察法

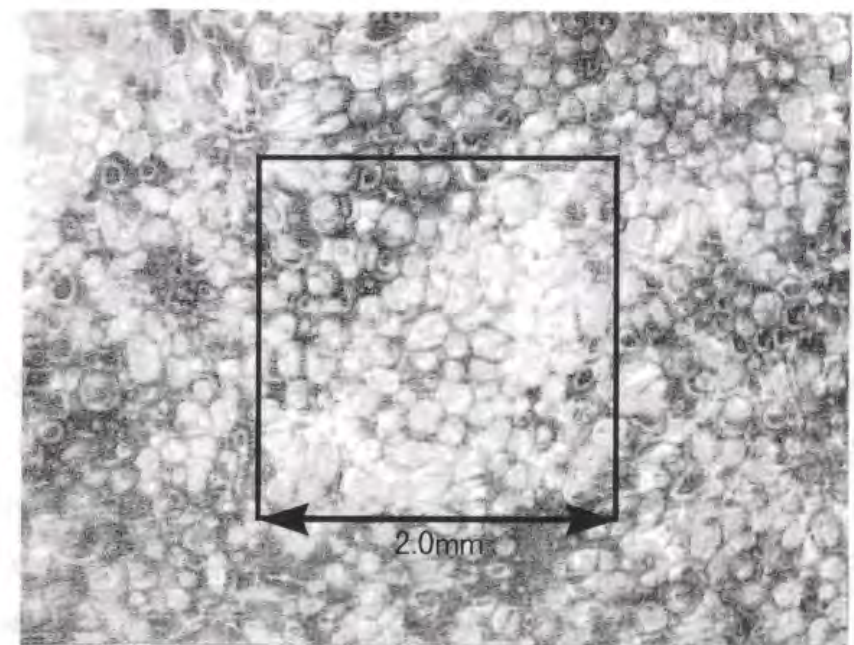
ニホンナシ成熟果を供試し、赤道面で2分して、切断面における半径の中央部から厚さ約1cmの切片を採取した。切片の断面に布をあて水分を除去した後、黒インクが染みたティッシュペーパーを軽く擦りつけて染色した。切片の染色された面を顕微鏡ビデオカメラで観察した。

結果および考察

スンプ法(第14図)および顕微鏡ビデオカメラ(第15図)によって果実細胞の輪郭についての鮮明な画像を得ることに成功した。



第14図 満開後43日に採取した果実のスンプ法による細胞画像(写真)。



第15図 収穫期における果実の顕微鏡ビデオカメラで観察した細胞画像(プリンター出力)およびCSSI計測のための正方形。

果実の細胞の大きさや数を調査するために、果実の切片を固定し、パラフィンや樹脂に包埋した後、ミクロトームで切断して顕微鏡により観察する研究は古くからあり(Ragland, 1934; Sinnott, 1939; Tukey and Young, 1939), わが国ではNakagawa and Nanjo(1965), 石田ら(1973), 新居・中島(1978, 1988), 森山・福田(1988)などの研究がある。しかし、この方法ではひとつのサンプルを作製するのに数時間から数日を必要とする。本研究において、ひとつのサンプル作成に要した時間は、スンプ法が約2~3分、顕微鏡ビデオカメラ観察法では1分以内であった。

従来法の凍結切片(平田ら, 1974)や徒手切片法(細井ら, 1964; 遠山・林, 1957a)では、固定や包埋するほど時間はかからない。しかし、凍結切片法は専用の装置を必要とし、徒手切片法はかなりの熟練を必要とする。また、これらの切片は保存ができないという短所がある。スンプ法ではとくに装置を必要とせず、容易に永久プレパラートが作成できた。

Mullins and Godley(1976)は、溶剤に溶かしたアクリル樹脂を果実の切片に吹き付け、乾燥して固まった後に樹脂を剥いで検鏡する型どり法を試みた。また、葉面の気孔を観察するために型どり法がしばしば使われており、シリコンラバー法(Zelitch, 1961), スンプ法(石原ら, 1971; 本條ら, 1983), 瞬間接着剤法(広瀬ら, 1991)などが活用されている。これらのうちフィルムに型どりを行うスンプ法は、資材が走査電子顕微鏡用に販売されているため、安価で入手しやすく、また、試料の厚さが均一であるため検鏡が容易である。ただし、スンプ法は成熟果のような柔らかい果実では、フィルムに押しつけるときに細胞を潰してしまう恐れがあった。顕微鏡ビデオカメラによる観察はスンプ法よりも速く、型どり法のように細胞を潰す可能性はなかった。

摘 要

果実の生育を細胞レベルで検討するため、大量の果実細胞の調査を可能とする、簡便、迅速な細胞画像観察法を研究し、以下の成果を得た。

1. 果実切断面に酢酸メチルを塗布し、アセチルセルロースフィルムを押しつけるスンプ法により鮮明な細胞画像を得た。
2. 果実切断面に黒インクで染色する顕微鏡ビデオカメラ観察法でも、鮮明な細胞画像を得た。この方法はとくに軟弱果の観察に有効であった。
3. スンプ法は数分、顕微鏡ビデオカメラ観察法なら約1分で細胞の観察ができ、従来法の包埋切片法に比べ、著しく所要時間を短縮できた。

2.2 節 果実細胞の分裂期における気温の影響

果樹の生長過程は一般に幼果期の細胞分裂期と、それ以降の細胞肥大期に分かれると考えられており、ニホンナシでもそれを支持する報告は多い(猪瀬ら, 1972; 遠山・林, 1953, 1957a; Yamaki and Matsuda, 1977)。また、ニホンナシ果実の細胞分裂停止期や細胞数に気温が影響することが知られている(平田ら, 1981, 1982, 1983)。そのため機構的な果実生育モデル作成のためには細胞分裂速度や細胞分裂停止期を正確に把握することは有効である。

ここでは前節において開発した手法により、細胞画像を観測する。また、得られた画像から、細胞の大きさを簡便に推定する方法を新たに工夫する。そして個体差が大きく精度よく測定することが難しい、ニホンナシ果実細胞の分裂停止期および細胞数に対する気温の影響について、大量のサンプルを調査することにより明らかにする。

材料および方法

圃場に栽植された成木およびポットに栽植された4年生のニホンナシ‘幸水’を供試した。ポット栽植樹は満開期(1995年4月24日)から35日間、自然光人工気象室にて、恒温処理した。処理は10, 15, 20, 25℃の4区とし、処理精度はどの区においても±1℃以内とした。温度処理後は樹を露地に置いた。圃場栽植樹から満開後2日から37日までは3, 4日ごとに20果ずつ、その後、満開後82日までは1週間ごとに10~20果ずつ、収穫期に30果の合計275果の果実を採取した。温度処理樹においては満開後10日から37日まで3, 4日ごとに、その後収穫期まで2~4週間ごとに各処理区より10果ずつ、合計461果の果実を採取した。

採取した果実は前節の方法に従って、果実赤道面における半径の中央部の細胞を検鏡した。すなわち、4~7月に採取した果実は、スンプ法により試料を作成し、投影機付き光学顕微鏡で細胞画像を得た。8月に採取した果実は軟化し、型どりが難しいため、顕微鏡ビデオカメラにより直接、細胞画像を得た。

得られた細胞画像上に正方形を描き(第15図)、その周が横断した細胞数を計測した。細胞数の計測は1果につき3~4箇所行った。細胞の平均的な大きさを示す指数CSSI[mm]を得るため次の計算をした。

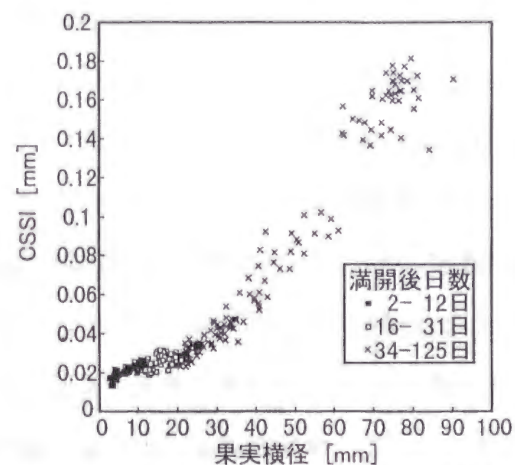
$$CSSI = L/C_n \quad (30)$$

ここでL[mm]は描いた正方形の周の長さであり、C_nは測定した正方形の周上の細胞数である。

結 果

1. 圃場栽植樹のCSSI

圃場栽植樹における細胞のCSSIと果実横径の関係を第16図に示した。開花直後で果実横径が2, 3mmの時点から約10mmに到達するまでの間、CSSIは緩やかに上昇した。その後、果実横径が約20mmまではCSSIの変化はごくわずかであった。果実横径が22mm以上になると果実横径の変化に対するCSSIは比較的大きくなった。このことから細胞分裂が停止したのは果実横径が20~22mmの時点であり、そのときのCSSIは約0.025mmであったと判断された。果実横径20mm以下の果実はほとんど満開後31日以前に、果実横径22mm以上の果実の多くは満開後34日以降に収穫されたものであったことから、細胞分裂が停止したのは満開31~34日ごろでありそれ以前は細胞分裂期、以降は細胞肥大期と判断された。ただし、細胞分裂期に細胞肥大が全くなければ、平均的な細胞径は小さくなりCSSIが低下するはずであるが、CSSIは変化しないかあるいは満開直後に若干の上昇が観測された。これは細胞分裂期にも細胞肥大していることを示している。

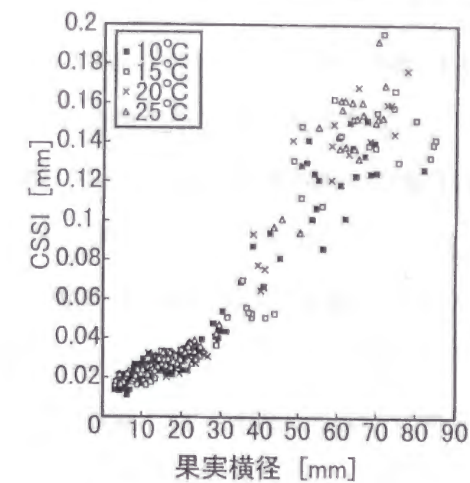


第16図 圃場栽植樹における果実横径とCSSIおよび満開後日数の関係。

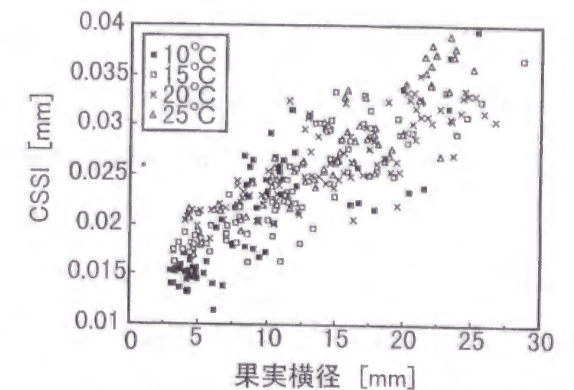
2. 温度処理樹のCSSI

温度処理樹における細胞のCSSIと果実横径の関係を第17図に示した。温度処理樹でも圃場栽植樹とほぼ同様な関係が得られ、果実横径が約10mmに到達するまでの間、CSSIは緩やかに上昇し、約20mmまではCSSIの変動が小さくなり、22mm以上になると果実横径の変化に対するCSSIの変化は比較的大きくなった。したがって、温度処理樹でも細胞分裂が停止したのは果実横径が20~22mm、CSSIが約0.025mmの時点であると判断された。第18図は第17図の左下部を拡大した図である。第17, 18図からわかるように果実横径とCSSIの間に明確な温度間差はみられなかった。したがって、いずれの温度においても、細胞分裂停止期

の果実横径は約22mmであり、細胞分裂停止期のCSSIは約0.025mmであったと考えられる。



第17図 温度処理樹における果実横径とCSSIの関係



第18図 温度処理樹における初期の果実横径とCSSIの関係(第17図の部分拡大図)。

考 察

1. CSSIの計測

果実細胞の大きさを比較する場合、果実切断面の細胞を観察し、目測で選ばれた比較的大きい細胞の径を測ることが多いが(猪瀬ら, 1972; 細井ら, 1964; 新居・中島, 1988; Sinnott, 1939; 遠山・林, 1957a), 細胞の切断され方が異なっていることと、細胞分裂期には分裂直後の小さな細胞があるために、細胞の大きさは一様ではない(Sinnott, 1939)。そのためこの方法によって選ばれる細胞は必ずしも平均的な細胞の大きさを代表していない。

Considine(1978)は、細胞画像上に引いた直線上の細胞数から全体の細胞数を推定する方法を検討し、ブドウ果実の細胞数を計測した(Considine and Knox, 1981)。本研究では細胞の大きさを示す指標として、正方形上の細胞数を求めた。直線上ではなく正方形の周上の細胞数を計測することで線の方角性を無視できる。この値は厳密には細胞の肥大だけでなく、細胞間隙が広がっても大きくなるためCSSI(Cell and Space Size Index)と命名した。仮に細胞の大きさ、数に変動がなくても細胞間隙が大きくなれば果実径は大きくなる。このような場合、細胞数の変化を果実横径と細胞の大きさの関係から推定すると、細胞数が増加したように誤推定してしまう。細胞数の変化を推定するとき、細胞の大きさではなくCSSIを用いれば、このような誤推定はおきない。ただし、実際には本研究において細胞間隙はそれほど目立つものではなかった。

2. 細胞数の変化

今回の結果では細胞分裂期は満開後31～34日ごろまでであった。これまで報告されたニホンナシの細胞分裂期は開花後25～45日間(猪瀬ら1972; 平田ら, 1982, 1983; 廣田ら, 1988; Nii, 1980; 遠山・林, 1953, 1957a; Yamaki and Matsuda, 1977)であり, ‘幸水’もこの範囲に入るといえる。高野・中島(1977)はニホンナシ果実の顕微鏡視野中の細胞分裂像の数から細胞分裂数の変化を推定し, 開花後10～25日の細胞分裂速度と比べ, 開花直後の分裂速度は劣ることを示した。細胞分裂期のごく初期にCSSIが緩やかに上昇した(第16, 17図)のはこのことが原因である可能性がある。また, 同報告では収穫期まで細胞分裂は続くとしている。ただし, 分裂の頻度はかなり低下すると報告されていることから, 本研究における細胞分裂停止期は急激な細胞分裂が終了した時期であり, 厳密には, 細胞肥大期にも部位によって多少の細胞分裂が起きている可能性がある。

本研究の結果では, どの温度においても細胞分裂停止期において果実横径および細胞の大きさに差がなかった。このことはこの時点で細胞数に温度処理間差がないことを示す。これは細胞肥大期の細胞数の変化が小さいと仮定すれば, 収穫期の細胞数にも温度処理間差がないことを示す。したがって, 果実の最終的な細胞数には温度の影響は現れないといえる。

結果は示していないが, 実験では高温区ほど果実横径の生長は明らかに速かったため, 細胞分裂停止期は高温ほど早いと考えられる。しかし, ここでの実験だけでは, 各温度ごとの細胞分裂速度や細胞分裂停止期について正確に示すには, データがやや不足している。これらについては次節の結果と併せて考察する。

摘 要

ニホンナシ‘幸水’の果実細胞分裂期における気温の影響を明らかにするため, 圃場栽植樹および温度処理したポット栽植樹における細胞の大きさおよび数の変動をCSSI(Cell and Space Size Index)と果実横径の関係から推定し, 以下の結果を得た。

1. CSSIは細胞の平均的な大きさを示す指標として考案した指数で, 細胞画像上に描いた正方形の周が横断した細胞数を計測することにより求める。
2. 圃場栽植樹における細胞分裂期は満開後31～34日ごろまでであった。
3. 温度処理樹では細胞分裂停止期において細胞数に温度処理間差はなく, したがって, 果実の最終的な細胞数には温度の影響は現れないと推察された。

第3章 果実の発育・生長

果実は発育しながら生長する。本研究では気象生態反応を正確に分析するために, 果実の発育と生長を明確に区別する。発育(development)は発育相の質的变化であり, 生長(growth)は長さ, 重量などの量的変化である(小林, 1986)。ここでは果実が成熟に向かう変化を果実発育とし, いわゆる果実肥大を果実生長とした。

3.1 節 果実発育・生長と気温の関係

ニホンナシ果実の発育や生長に対し気温の影響があることは, 古くから知られているが(遠藤, 1973a, 1973b; 今井ら, 1989; 平田ら, 1981, 1983; 佐藤, 1968), 気温と日射量は連動して変動するため, 真に気温のみの影響の厳密な検討は, 十分されてこなかった。これらの研究から加温処理が幼果期の果実肥大を促すことは明らかであるが, これは単に発育が速まり熟期が早くなるだけなのか, 熟期においても大きな果実が得られるのか, 必ずしも明確ではない。そこでニホンナシ果実の発育・生長を予測するモデル開発のため, 果実の生育に影響を及ぼす気象要素のうち, 気温の影響のみを実験的に抽出して, 両者の関係を明確にする。とくに2.2節で行った細胞レベルでの分析結果を踏まえ, 果実の発育・生長と気温の関係についてより合理的な解析を行う。

材料および方法

果樹試験場でポット栽培されているニホンナシ‘幸水’を供試した。供試樹を自然光人工気象室に搬入し, 恒温処理した。果実の生育を的確に分類, 命名する方法はないが, ここでは便宜的に満開期から収穫期まで約4か月間の果実生育期間のうち, 摘果等により着果果実が概ね決定する以前である, 初めの約1ヶ月間を幼果期と呼び, 残りの約3か月間を生育中後期とする。処理温度, 期間, 年次および供試樹数, 樹齢は第2表のとおりとした。すなわち, 実験1, 2, 3は幼果期の温度処理を年次を変えて行ったものであり, 実験4, 5は生育中後期の処理, 実験6は全生育期間の処理, 実験7は温度処理を行わない対照である。どの樹も温度処理期間以外は露地に置いた。人工気象室の気温は樹の近くに熱電対を設置して精度 $\pm 0.5^{\circ}\text{C}$ 以内に制御した。

摘果は実験1は満開後36日, その他は33日に行い, そのとき葉果比を実験1は50～60, それ以外は25～30とした。

各樹、約10個ずつの中庸な大きさの果実にラベルをし、ノギスを用いて果径を測定した。実験1, 3, 6では、満開33日後に横径を測定した。実験2は処理終了時から、実験4, 5は処理開始時から収穫始期まで、縦径および横径を週1, 2回測定した。このとき果実の赤道部の一部にマーカーでラベルして、常に同じ部位の果径を測るようにした。果实体積 $V[\text{cm}^3]$ は実測した縦径 $h[\text{cm}]$ 、横径 $w[\text{cm}]$ から、田附・崎山(1984)、新居(1989)、瀧下ら(1993)の方法に準じ、果実を楕円体と仮定して、

$$V = \pi \cdot h \cdot w^2 / 6 \quad (31)$$

として求めた。全データから、途中で落果したもののデータを除いた後、各測定日について各温度区ごとの体積の平均値を求めた。すべての実験において、カラーチャート(Kajiura *et al.*, 1975)を用い、全果実の地色について、毎日、比色した。各区において、供試果実の50%が地色4に達した日を収穫期とした。日射量および実験7の気温は果樹試験場内の気象観測露場で測定した。また、果樹系統適応性・特性検定試験成績検討会資料[落葉果樹](果樹試験場編)に記載された数値から、果樹試験場における‘幸水’の開花中央日(開花始日および開花終日の中間の日)と収穫中央日(収穫始日および収穫終日の中間の日)を1981-1983年、1985-1992年について得た。

第2表 各実験における処理と供試樹。

	年次	処理温度(°C)	処理期間	1 処理あたり 供試樹数	供試樹 樹齢
実験1	1991	10,14,18,22	満開後4~36日	6	4
実験2	1992	10,15,20,25	満開後1~33日	4	4
実験3	1993	8,13,18,23	満開後1~33日	2	4
実験4	1992	15,20,25,30	満開後47~81日	3	4
実験5	1992	15,20,25,30	満開後90~124日	3	4
実験6	1992	15,20,25,30	満開後1日~収穫期	3	6
実験7	1991,1992 1993	対照 (露地)		4 1	4 1

結 果

1. 収穫期までの果実発育

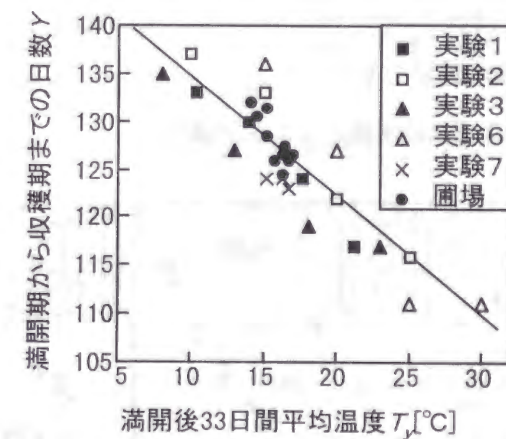
実験1, 2, 3, 6における満開後33日間の処理温度と満開期から収穫期までの日数の関係を第19図に示した。どの実験も、幼果期の気温が高いほど収穫期までの日数は短くなり、その関係は8°Cから30°Cまで直線的であった。各実験間で、回帰線の傾きおよび切片において有

意な差は認められず、実験1, 2, 3, 6のすべてを含んだ回帰直線は

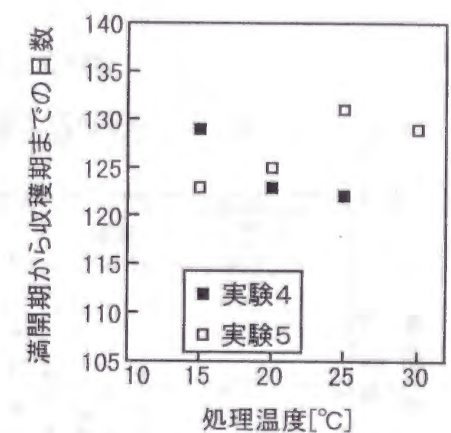
$$Y = -1.24T_p + 147.2 \quad (32)$$

であった。ここで Y は満開期から収穫期までの日数、 T_p は満開後33日間の平均気温である。対照(実験7)も、収穫期までの日数と満開後33日間の平均気温の関係は、ほぼこの直線上に乗った。また、(32)式の露地栽培された成木における適合性を確認するため、果樹試験場の圃場における‘幸水’の過去11年間の開花中央日から収穫中央日までの日数と満開後33日間の平均気温の関係を第19図に示した。この値は(32)式上にほぼ乗った。したがって、(32)式の T_p に満開後33日間の平均気温を入れれば収穫期までの日数が予測できるといえる。ただし、圃場のデータについては温度範囲が狭く、最高16.9°C、最低14.1°Cで、収穫中央日までの日数も125~132日とごく狭い範囲であった。

生育中後期に温度処理した場合(実験4, 5)は、処理温度と収穫期までの日数の間に明確な関係が認められなかった(第20図)。以上からニホンナシ果実の発育は幼果期のみ気温の影響を大きく受けるが、その後は気温にはあまり左右されないことが示された。幼果期から生育後期にわたって温度処理した実験6の結果が、幼果期のみ温度処理した実験1, 2および3の結果と、幼果期の気温と収穫期までの日数の関係に有意な差がなかった(第19図)ことも、このことが原因と考えられる。



第19図 満開後33日間平均温度と満開期から収穫期までの日数の関係。圃場は果樹試験場における栽培データ。直線は実験1, 2, 3, 6の回帰線。



第20図 生育中後期(実験4:満開後47~81日, 実験5:満開後90~124日)の温度処理と満開期から収穫期までの日数の関係。

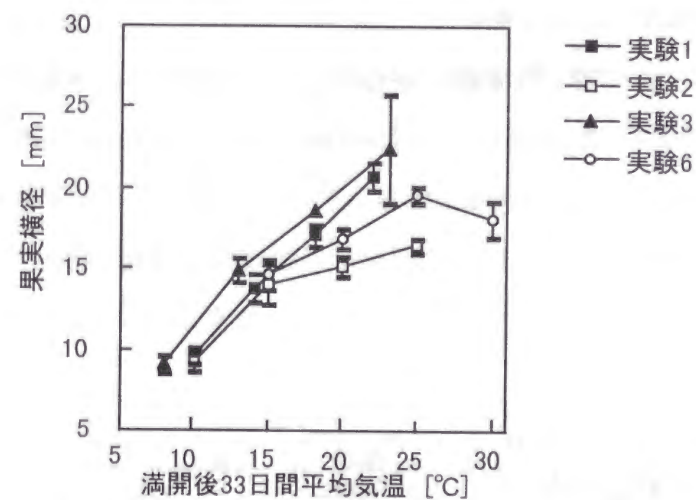
2. 幼果期の果実生長

幼果期に温度処理した3年間の実験(実験1, 2, 3, 6)について、満開後33日の果実横径とこの日までの処理温度(ただし、実験1では満開後33日間の平均気温)の関係を、樹間の標準誤差とともに第21図に示した。いずれの実験においても、25°Cまでは高温ほど果実横径が大きく

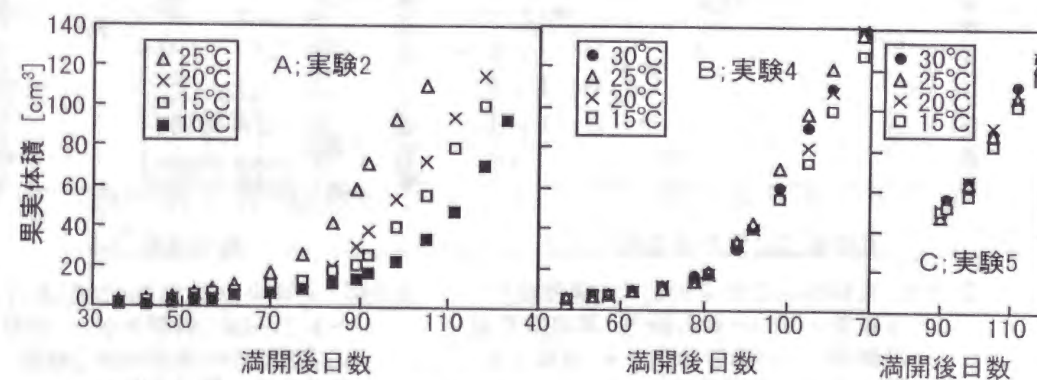
なった。このことは幼果期では、25℃付近までは気温が高いほど果実の生長が速いことを示している。しかし、この関係は年次や樹齢によって異なり、同一直線上には乗らなかった。

3. 収穫期までの果実生長

実験2, 4, 5における収穫期までの果実体積の生長曲線を第22図に示した。各データの標準誤差はおおむね平均値の10~20%であった。幼果期の処理温度が高いものは低いものに比べて、処理後も果実は大きく、収穫期まで追いつかれることはなかった(第22図 A)。生育中後期に温度処理した樹では、15℃区の生長がやや低下する傾向がみられたが、果実体積に及ぼす気温の影響は明確には認められなかった(第22図 B, C)。



第21図 満開後33日間平均気温と満開後33日の果実横径。



第22図 果実体積の変動に対する温度処理の影響。A; 満開後1-33日処理(実験2), B; 満開後47-81日処理(実験4), C; 満開後90-124日処理(実験5)。

生長曲線はどの処理温度においてもシグモイド型となった。すなわち、生長速度は、初め低く、後に急速に高くなり、その後再び低くなった。生長が急速に速くなる時期は幼果期の

気温が高いほど早くなった。生育中後期に温度処理した樹は、生長曲線が急速に上昇する時期に明確な温度間差は見られなかった。

考 察

1. 果実生長と細胞分裂

第21図では年次により曲線が一致せず、幼果期の果実生長に年次間差が認められた。このことは、幼果期の生長は気温のみでは決まらないことを示している。ニホンナシ幼果期の果実生長は、樹体に貯蔵されたデンプン含量(林・脇坂, 1956)や糖含量(細井ら, 1965)に左右されることが知られており、前年度の遮光処理が翌年の果実生長を押さえること(田辺ら, 1982)も報告されている。また、遠山・林(1957b)はニホンナシにおいて前年の秋に摘葉処理を行うと、翌年、樹のデンプン含量のほか、果実径および果実細胞数の著しい低下といった影響が現れるのに対し、果実細胞の大きさおよび分裂停止期は無処理のものと差がないことを示している。第21図で果実生長に年次間差が認められたのは、貯蔵養分に年次間差があり、それが調査時点での細胞数、すなわち満開後1か月の間の細胞分裂速度の差によって現れた可能性が高い。

ニホンナシの幼果に温度制御を施した研究により、25℃付近までは果実温を高めるほど果実の生長が速くなるが(遠藤, 1973b), 30℃(平田ら, 1981, 1983)あるいは35℃(今井ら, 1989)では、果実生長がむしろ劣ることが知られている。これらは本研究の結果とよく一致する。

2.2節において、10~25℃の範囲では、細胞分裂停止期の果実の大きさや細胞数には温度間差がないことを示した。気温が高いほど果実生長が速いことから、細胞分裂停止期には、気温が高いほど早く到達するといえる。果実温を高めるほど細胞分裂停止期が早くなることは平田ら(1981, 1983)も同様の報告をしている。

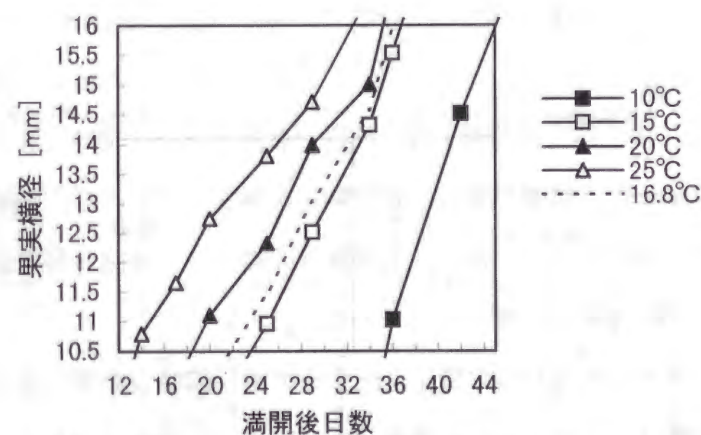
以上をまとめると、果実細胞分裂を支配する要因は細胞分裂期の温度と貯蔵養分がある。25℃以下では高温ほど、あるいは貯蔵養分が多いほど、細胞分裂速度は速くなる。温度が高いほど細胞分裂停止期が早まるため、トータルの分裂回数は多くならず、最終的な細胞数には温度の影響は現れない。しかし、貯蔵養分が多くても、細胞分裂停止期は変わらないため、分裂回数が多くなり、最終的な細胞数は多くなる。すなわち、貯蔵養分量は最終的な細胞数を支配し、細胞分裂期の温度は細胞分裂の時間的進行を支配する。そのため、同じ日に比較すれば、幼果期の温度が高いものの方が低いものより果実は大きくなる。

以上のことから細胞分裂期の果実生長は、その年の気象条件だけでなく、貯蔵養分量、す

なわち、前年度の気象条件や着果状況に大きく影響される。そのため細胞分裂期の果実生長や細胞分裂停止期における果実の大きさを、その年の気象条件のみで予測するのは非常に困難であるといえる。

2. 細胞分裂停止期の推定

ここでは2.2節の結果を利用して実験2における細胞分裂が停止する時期を試算する。実験2では、2.2節の実験と貯蔵養分量が必ずしも等しくなく、細胞分裂停止期の果実の大きさが不明であるのでまずこれを推定する。実験2における果実横径は細胞分裂停止期の前後では第23図のように変動した。2.2節の圃場実験における細胞分裂停止期は満開後31～34日であり、このときの圃場における満開後33日間平均温度16.8℃であった。そこで15℃区と20℃区の間を内挿して16.8℃の場合の横径の変化を推定した(第23図の破線)。このとき、32.5日の時の横径が実験2における細胞分裂停止期の横径の推定値であり、約14.1mmであった。温度処理区の横径がこの値になったとき、推定される細胞分裂停止期である。これは10、15、20、25℃区でそれぞれ満開41、33、29、26日後であった。10℃区は細胞分裂停止以前に処理を終了し、露地に置いたので細胞分裂停止期までの平均気温は11.5℃であった。したがって、10℃区と25℃区との温度差13.5℃で、15日間細胞分裂期間が異なることになり、平均的にみれば、温度が1℃高くなると1.1日短縮効果があると推定された。



第23図 細胞分裂停止期前後の果実横径の変化(実験2). 16.8℃は15～20℃を内挿した値。

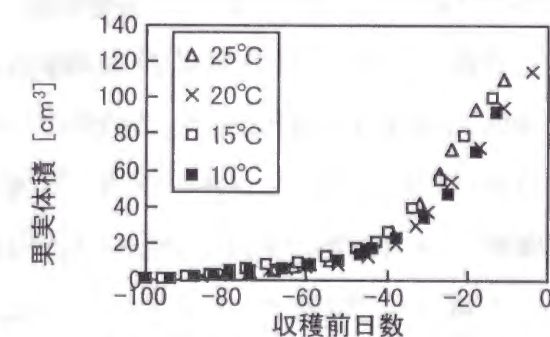
3. 果実発育と細胞分裂

第19図は、幼果期の気温と収穫期までの日数には高い相関関係があることを実験的に示した。ニホンナシ幼果期に温度処理すると、高温ほど果実成熟が促進されることはすでに報告されており(遠藤1973b; 平田ら1981, 1983), また, Lombard *et al.*(1971)はセイヨウナシの収穫期と気温の関係を統計的に分析し、満開後36日までの気温と満開期から収穫期までの日数

に強い負の相関があることを示した。これらは今回の結果と一致する。

遠藤(1973b)は、夜間の加温により開花から収穫までの期間が短縮するが、縮まるのは果実が急激に肥大を始める時期よりも以前の期間であり、それ以降の期間は縮まらないとした。今回の試験において、第22図Aの横軸を収穫日前日数に書き換えると第24図のようになる。満開期でなく、収穫期を起点にすれば、生長曲線の温度間差がほとんどなくなった。このことは温度によって伸縮するのはおもに果実生長の初期のころであることを示す。

先に考察したとおり、温度が高いほど細胞分裂期の長さは短くなる。(32)式は満開後33日間の温度が1℃高ければ収穫期までの日数は1.24日短縮することを示すが、この短縮量は前項で試算した細胞分裂期の長さの短縮量(1.1日)でほぼ説明できる。したがって、幼果期の気温と収穫期までの日数に高い負の相関が得られた主原因は、温度処理により細胞分裂期間が短縮したためと推察される。温度による収穫期までの日数の変動は、主に細胞分裂期の長さの変動であり、細胞肥大期の長さの温度による変動は小さいと考えられる。ゆえに細胞肥大期において温度は果実発育に影響を及ぼさない。このことは中後期の温度処理で収穫期までの日数の変動が小さいこと(第20図)からも裏付けられる。



第24図 果実体積の変動に対する温度処理の影響(実験2). 第22図Aの横軸を収穫前日数に変換したもの。

以上のことから、収穫期までの日数を決めるのは、(32)式で表記したように T_y (満開後33日間の平均気温)とするよりも、細胞分裂期の長さ、あるいはそれを決める細胞分裂期の気温とした方が合理的である。しかし、実際の予測のためには、細胞分裂の長さを基準にするよりも(32)式の方が利用しやすい。本研究では(32)式を、細胞分裂期の長さを決める細胞分裂期の気温を、満開後33日間の平均気温で代表させることにより、収穫期を静的に予測する式として位置づける。(32)式の算出に用いた実験では、 T_y と細胞分裂期の気温に大きな差はない。すなわち、実験6において T_y と細胞分裂期の気温は一致している。実験1, 2, 3では、満開後約1か月間恒温処理しているので、15℃以上の区における細胞分裂期の気温と T_y はほぼ等し

い。細胞分裂停止期以前に露地に出した10℃以下の処理区では、細胞分裂期の気温は T_y と比べ、x軸方向にシフトする。しかし、実験2の10℃処理区の細胞分裂期の平均気温が11.5℃であったように、その移動距離は短い。したがって、第19図のx軸を T_y から細胞分裂期の気温に置き換えても、Yとの関係はほとんど変わらない。

これまで一般に、ニホンナシの満開期から収穫期までの所要日数は品種特性であり、地域・年次間差はほとんどないといわれていた(町田, 1982)。その原因として、実際の圃場では細胞分裂期の気温に年次・地域間差が小さいことが考えられる。果樹試験場の圃場における満開後33日間の平均気温は、第19図に示したように年次間差が小さく、収穫期までの長さを大きく左右するものではなかった。細胞分裂期における温度の変動がどの程度のものであるかは3.3節で再検討する。

4. 生育中後期の果実生長

果実生長に対して、生育中後期の気温の影響はほとんどなみられなかった(第22図 B, C)。実験4, 5の温度処理期間は細胞肥大期に相当するので、この結果は気温が左右するのは細胞分裂速度だけで細胞肥大速度には影響しないことを示す。前項で考察したことをあわせると、細胞肥大期では、温度は果実の発育にも生長にもほとんど影響を及ぼさないといえる。15℃区はやや生長が劣り、また、遠藤(1974)は、15℃では果実への物質転流が抑制される可能性を指摘している。しかし、実際には細胞肥大期において、15℃以下の気温に遭遇することはごく初期に限られ、低温が原因で生長が劣ることがあったとしても微細なものであると思われる。ニホンナシでは、幼果期における一日の生長量は気温が高い日ほど大きい。その相関は中後期では小さくなること(遠藤, 1973a)やビニールフィルムで被覆し気温を高めると、幼果期の果実は生長を促進されるが、この効果は生育中期では小さいことが(佐藤, 1968)報告されている。

ニホンナシの養分転換期は満開後約1か月といわれているため(林・脇坂, 1956)、細胞肥大期の果実は、その年に生産された光合成産物によって生長していると考えられる。もし温度が光合成速度に影響を及ぼせば、果実生長も影響を受けるはずであるが、ニホンナシ葉の純光合成速度(みかけの光合成速度)と気温との相関は、30℃以下ではほとんどないことが知られている(熊代ら, 1990a)。ただし、30℃以上の高温を受けた場合は影響が現れる可能性があり、遠藤(1974)は‘二十世紀’に温度処理し、8月は果実生長に温度の影響はないが、収穫間際には30℃処理区で生長が劣ることを報告している。本研究では温度処理を1か月単位で行っているため、30℃処理でも生長低下は、明確に検出できなかったが、短期的にはそのよ

うな現象もありうると考えられる。

金子・松浦(1990)は‘幸水’の生育中後期を10日ごとの小期間に分け、各期間ごとに気温と果実生長の関係を求めて、生長モデルを作成した。この方法が成功したのは、気温が直接、生長に影響するというよりも、同報告の中で述べられているように、短期間では気温と日射量に正の相関があるためと考える方が、今回の実験結果と適合する。

摘 要

ニホンナシ果実の生育に影響を及ぼす気象要素のうち、気温の影響のみを実験的に抽出して、両者の関係を明確にするため、‘幸水’のポット栽植樹に温度処理し、果実の発育・生長と温度の関係を検討した。また、2.2節で行った細胞レベルでの分析結果を踏まえ、果実の発育・生長と気温の関係について解析し、以下の結果を得た。

1. 果実の発育・生長に対する温度の影響は細胞分裂期と細胞肥大期では大きく異なった。
2. 細胞分裂期において高温ほど果実発育が速まり、細胞分裂期間が短縮され、収穫期が早くなった。
3. 満開後33日間の平均気温から収穫期を予測する静的モデルを構築した。
4. 細胞分裂期において高温ほど果実生長速度も速くなるが、期間が短縮するため、細胞分裂停止期や収穫期の果実の大きさは必ずしも大きくならなかった。
5. 細胞肥大期では、果実の生長に温度の影響はなかった。
6. 細胞肥大期では、果実の発育にも温度は影響せず、収穫までの日数は温度によって変動しなかった。

3.2 節 果実発育・生長と日射量の関係

気象要因のうち、日射量は果実生長を物質生産面から捕らえた場合に、最も重要な要素である。ここでは実験的手法によって、複雑な気象要因の中から日射量の影響のみを抽出し、果実生長と日射量との関係を定量的に捕らえることを目的とする。

2.2節において露地における細胞分裂停止期はおよそ満開後31～34日であることが示された。それ以前の細胞分裂期では葉面積が小さくかつ個葉の光合成能力も低いと考えられ、また、養分転換期以前となることから(林・脇坂, 1956), 日射量の影響は小さいと考えられる。遠藤(1975)は生育初期において果実生長に日照の影響がないことを、ニホンナシへの遮光処理により実験的に示している。そこで、ここでは細胞肥大期の果実生長についてのみモデル化を行う。

この節は2つの実験とその結果の解析から構成されている。実験1では満開後33日以降の全果実生長期間を通じて日射の連続的な制御をし、果実生長に及ぼす日射量の影響を調査した。そしてこの結果から果実生長と日射量の関係を表すモデルを求めた。ただし、実験1だけでは果実生長後期に現れる果実生長への影響は、その時の処理によるものか、それ以前の処理の影響によるものかは明確ではない。そこで実験2では果実生長期の一部のみの日射の制御を、時期を変えて行った。この結果は実験1の結果から導いたモデルの正当性の検討に用いた。

材料および方法

1. 実験1

茨城県園芸試験場(稲敷郡阿見町)内の圃場に栽植されているニホンナシ‘幸水’の成木(棚仕立て)7樹を1989年に供試した。うち6樹の樹上を樹ごとに透過率の異なる寒冷紗で被覆し、遮光しない1樹を対照区とした。被覆は樹上のみとし、樹冠下は開放とした。遮光期間は満開後33日である5月18日から収穫が終わるまでとした。摘果は5月18日に行った。このとき各樹ごとに樹冠面積を測定し、樹冠面積 1m^2 あたりの着果数を11個とした。各区とも45果ずつ、中庸な大きさの果実の赤道部の一部にマーカーでラベルして、常に同じ部位の縦径と横径をノギスを用いて測定した。果径調査は遮光開始から収穫始期まで1～2週ごとに行った。満開後123日である8月16日からカラーチャートを基準に用いて、地色4に達した果実を収穫した。

熱電対温度計ですべての樹の樹冠内の気温を連続測定した。また、全天日射量は、茨城県園芸試験場から西北西に約10km 離れた果樹試験場(つくば市)内の気象観測露場で測定した

値を用いた。

2. 実験2

果樹試験場内の圃場に栽植されているニホンナシ‘幸水’の成木(棚仕立て)9樹を1990年に供試し、うち3樹は対照区とした。残りの6樹は、2樹ずつ異なった時期に、1種類の寒冷紗で樹上を被覆して遮光処理をした。処理期間は遮光による日射量の減少量が、処理区間でほぼ等しくなるように長さを調整し、6月4日～6月27日(6月処理区)、7月2日～7月25日(7月処理区)および7月29日～8月15日(8月処理区)とした。摘果は満開後36日の5月18日に行い、着果量は実験1と同一基準にした。各樹ごとに中庸な大きさの果実30果を選び、赤道部の一部にマーカーでラベルして、常に同じ部位の縦径と横径をノギスを用いて測定した。この測定は5月15日から収穫始期まで週2回ずつ行った。全天日射量は果樹試験場内の気象観測露場で測定した値を用いた。

3. 果実体積の推定

果実の体積は前節と同じく縦径 h , 横径 w から, (31)式によって求めた。全データから、途中で落果したもののデータを除いた後、各測定日について各区ごとの体積の平均値を求め、その日のその区における体積とした。

4. 寒冷紗の日射透過率の測定

日射計を果樹試験場内の気象観測露場内においた水平な台の上に並べ、実験1, 2で使用したものと同種の寒冷紗をそれぞれの日射計の上に張った。9月20日から9月27日(1989年)までに寒冷紗を透過した日射量をすべての寒冷紗について同時に測定し、同期間の全天日射量との比を寒冷紗の日射透過率とした。

結果および果実生長のモデル化

1. 日射透過率, 気温, 日射量および収穫期

実験1で用いた寒冷紗の日射透過率は0.79, 0.69, 0.61, 0.49, 0.35, 0.24であった。実験1における樹冠内の気温については、どの区においても常に対照区とほぼ等しく、寒冷紗による処理が樹冠内の気温に与える影響は検出できなかった(データは省略)。また、処理開始前の満開後33日間の平均気温は 15.9°C であった。収穫期はいずれの区も満開後123～135日であり遮光処理による明確な差は得られなかった。

実験2で供試した寒冷紗の日射透過率は0.49であった。遮光処理期間中の日射量 $S_d[\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}]$ は、その期間の全天日射量 $S_{at}[\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}]$ から次式により計算で求めた。

$$S_r = 0.49 S_{at} \quad (33)$$

その結果、対照区および6, 7, 8月処理区における5月15日から8月15日までの積算日射量は、それぞれ1639, 1441, 1443, 1464 [MJ・m⁻²]であった。遮光処理区の積算日射量はほぼ等しく、いずれも対照区の88~89%だった。

2. 体積の時期変化および果実生長のモデル化

ここでは果実体積の変化を示し、また、実験1のデータに基づいて満開後33日から123日までの果実生長のモデル化を行う。満開後33日は処理を開始し、摘果を行った日であり、かつ満開後33日間の平均気温が15.9℃であることから、ほぼ細胞分裂停止期に相当する。123日は収穫が始まった日である。

2.1 細胞分裂停止期の果実体積とその後の生長量

満開後33日の果実体積 V_{33} [cm³]と収穫始期の果実体積 V_{123} [cm³]の差は、その間の果実の生長量($V_{123}-V_{33}$)である。実験1における V_{33} と($V_{123}-V_{33}$)との関係をすべての果実について両対数グラフ(第25図)にプロットした。この両者の関係は、すべての区について有意水準5%で有意な正の相関が得られた。これらは回帰式により次の式で表せられる。

$$\ln(V_{123}-V_{33}) = p_r \cdot \ln(V_{33}) + q_r \quad (34)$$

Y切片 q_r は区による明確な差があったものの、直線の傾き p_r には区によって大きな差はなかった。それを確かめるために対照区と各処理区間の p_r の差をt検定したところ、いずれも有意水準5%で棄却することができなかった。このことは p_r には日射量の影響がないことを示している。そこですべての区の p_r を加重平均して共通の傾き p を計算すると $p=0.580$ であった。このことから V_{33} と($V_{123}-V_{33}$)との関係は

$$\ln(V_{123}-V_{33}) = p \cdot \ln(V_{33}) + q'_r \quad (35)$$

となる。ここで

$$\exp(q'_r) = V_{er} \quad (36)$$

とすると(35)式は

$$V_{123}-V_{33} = V_{er} \cdot V_{33}^p \quad (37)$$

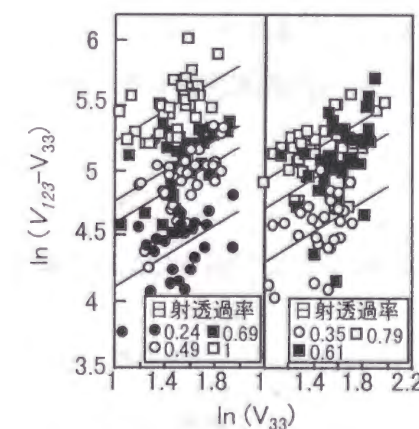
である。したがって、

$$V_{er} = (V_{123}-V_{33})/V_{33}^p \quad (38)$$

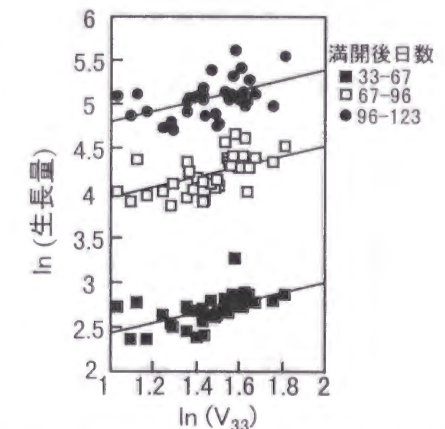
となる。(37)式で p は処理間差がないことから V_{er} が日射量の果実の生長に与える影響の大きさに関係する部分である。また、(38)式により V_{er} は満開33日後の体積で標準化されたその後

の果実の生長量ということができる。

(37)式は、満開33日後から収穫始期までの果実の全生長量が V_{33}^p に比例することを示すが、生長量と V_{33}^p の関係が時期変化するかどうかを検討するため、満開33日後から収穫始期までを約30日ずつ3つの期間に分け、その期間ごとの生長量を求めた。対照区について、各期間の生長量 [cm³]と V_{33} [cm³]の関係を第26図に示した。この図から3つの期間とも生長量の対数と、 $\ln V_{33}$ に直線関係があることがわかる。これらに回帰直線をあてはめ、その傾きと(35)式の傾き p との間の有意差の有無をt検定すると、いずれの期間についても5%水準で有意な差はなかった。このことは対照区のみならず、すべての処理区についても同様であった。したがって、満開33日後以降は時期によらず、 V_{33}^p ($p=0.580$)に比例して生長するといえる。



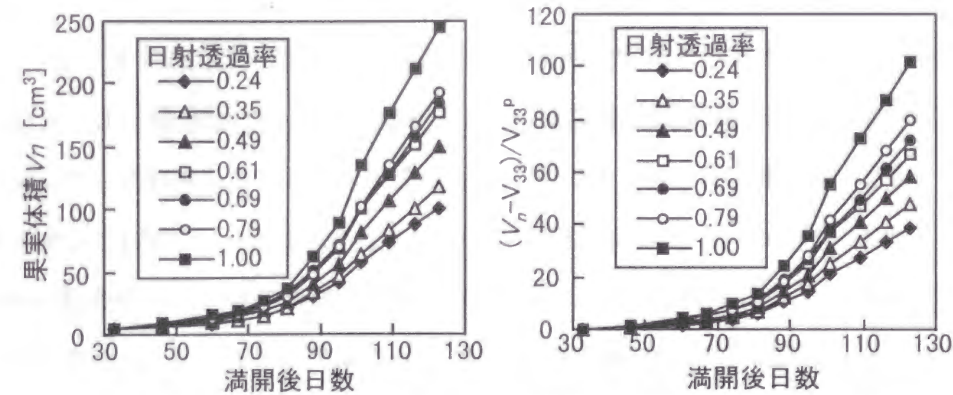
第25図 日射透過率ごとの V_{33} [cm³]と ($V_{123}-V_{33}$) [cm³]の関係。対数値で示す(実験1)。直線は共通の傾き $p=0.580$ をもつ回帰線。



第26図 V_{33} [cm³]と期間ごとの果実体積生長量 [cm³]の関係(実験1)。対数値で示す。直線は共通の傾き $p=0.580$ をもつ回帰線。

2.2 体積の時期変化

実験1のそれぞれ n 回目の調査日の体積を V_n [cm³]とする。果実体積の実測値 V_n の変化を第27図に示した。体積はいずれの区においてもシグモイド曲線を描いて増加した。実験1における満開後33日から各測定日までの果実生長量($V_n - V_{33}$)を V_{33}^p で標準化した値の時期変化を第28図に示した。日射透過率の大きい区ほど測定日によらず常に大きな体積を示した。



第27図 果実体積の時期変化(実験1). 第28図 果実体積の時期変化(実験1). V_{33}^p で標準化した値.

2.3 果実の生長量と日射量について

実験1において、各区ごとの満開後33日から123日までの V_{33}^p で標準化した生長量 $(V_{123} - V_{33})/V_{33}^p$ と各区におけるこの期間の日射量 S [$\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2}$]との関係を両対数グラフに示した(第29図). ただし、 S は寒冷紗の透過率 r と全天日射量 S_a [$\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2}$]の実測値を次の式に代入して求めた.

$$S = r \cdot S_a \quad (39)$$

生長量と日射量の間には1%水準で有意な正の相関があった. この関係に回帰直線を適用すると

$$\ln[(V_{123} - V_{33})/V_{33}^p] = b \cdot \ln(S) + a \quad (40)$$

であり、直線の傾き b は0.639であった.

体積の測定は1~2週間ごとに行ったが、 n 回目の測定日の体積は V_n なので、 n 番目の測定期間の生長量は $(V_{n+1} - V_n)$ である. 第26図に示したように、果実は時期によらず V_{33}^p に比例して生長することから、 $(V_{n+1} - V_n)$ も V_{33}^p で標準化する. この標準化された生長量 $(V_{n+1} - V_n)/V_{33}^p$ とその測定期間の日射量 S_n [$\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2}$]の関係を第30図に示す. ただし、各区の S_n はその測定期間での全天日射量から(39)式と同様にして求めた. いずれの時期においても、 $\ln[(V_{n+1} - V_n)/V_{33}^p]$ と $\ln(S_n)$ の間には1%水準で有意な正の相関があった. これにより満開後33日から123日までは常にその時の日射量が果実の生長に影響を及ぼしていることが示された. これらの関係はそれぞれ回帰式により次の式で表せられる.

$$\ln[(V_{n+1} - V_n)/V_{33}^p] = b_n \cdot \ln(S_n) + a_n \quad (41)$$

b_n は各測定期間ごとに計算できる. これら b_n と b との有意差の有無を t 検定した結果、どの測定期間においても b_n と b に5%水準で有意な差はなかったため全期間について b を用いた.

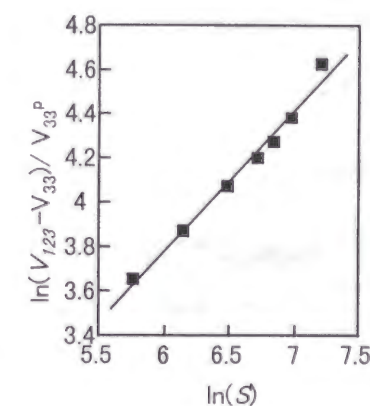
また、

$$\exp(a_n) = A_n \quad (42)$$

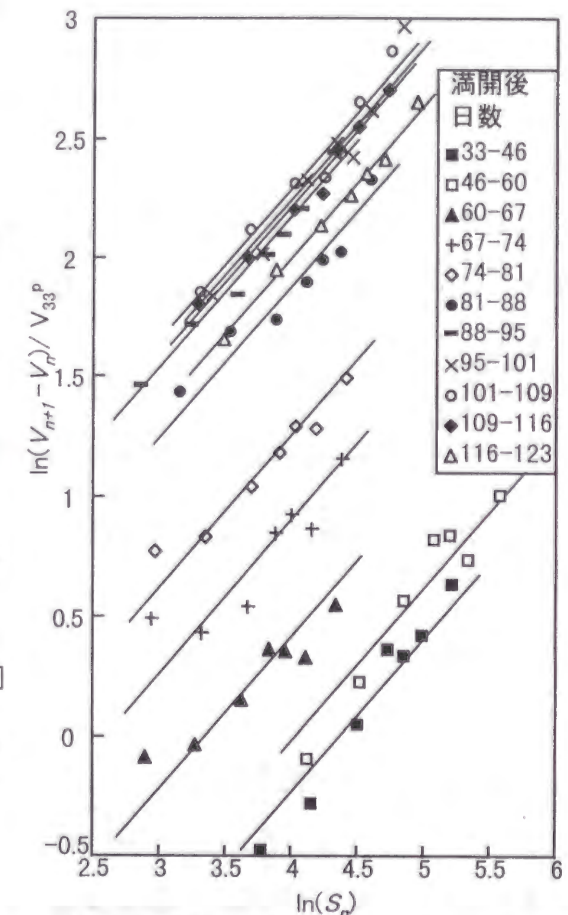
とすると(41)式から

$$V_{n+1} - V_n = A_n \cdot S_n^b \cdot V_{33}^p \quad (43)$$

が得られる. 各測定期間ごとの標準化された生長量とその期間の日射量の関係を表す係数である A_n は、(43)式に V_{n+1} , V_n , V_{33} , S_n の各測定値を代入することにより求められる.



第29図 満開後33日から123日までの日射量 S [$\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2}$]と V_{33}^p で標準化したこの期間の果実体積生長量の関係. 対数値で示す. 直線は回帰線.



第30図 各測定期間の日射量 S_n [$\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2}$]と V_{33}^p で標準化した各期間の果実体積生長量の関係. 対数値で示す. 直線は共通の傾き $b=0.639$ をもつ回帰線.

2.4 生長速度のモデル化

(43)式により各測定期間ごとの生長量と日射量の関係を定式化することができた. しかし、このモデルを実際に栽培現場での果実生長に適用しようとする、生長量の推定が1~2週間単位なので不便である. (43)式の両辺を分解し、日々の生長量をその日の日射量 S_d [$\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$]から評価するモデルとしたい. 1日あたりの生長量には、果実体積生長速度 $FVGR$ (Fruit

Volume Growth Rate) [$\text{cm}^3 \cdot \text{day}^{-1}$]と命名する.

各測定期間中については, 1日単位でも(36)式と同様の関係が成り立つとすると

$$FVGR = k_n \cdot S_d^b \cdot V_{33}^p \quad (44)$$

係数 k_n がその期間中では一定であり, n 番目の測定期間の日数が m 日間であるとする, k_n は次の式から求めることができる.

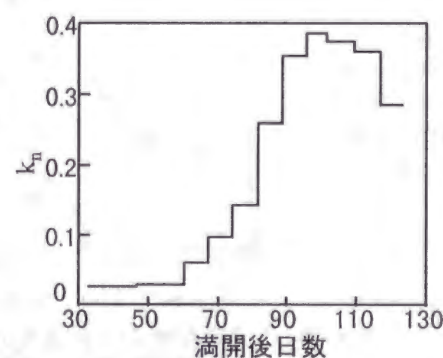
$$k_n = A_n \cdot S_n^b / \sum_{d=1}^m S_d^b \quad (45)$$

k_n は(45)式に全天日射量の実測値と各測定期間における A_n の計算値を代入すれば測定期間ごとに求められる. この k_n の値を第31図に示した. k_n は初め小さく, 徐々に大きくなってゆき, 収穫期が近づくと再び低下した.

(44)式は1日あたりの果実生長量を表す式であり, 適用できる範囲は満開33日後から123日である. 満開後 x 日の体積 V_x は次の式によって推定される.

$$V_x = V_{33} + \sum_{d=33}^{x-1} FVGR_d = V_{33} + \sum_{d=33}^{x-1} k_n \cdot S_d^b \cdot V_{33}^p \quad (46)$$

ただし, すでに求めたように $p=0.580$, $b=0.639$ であり, また, k_n は第31図に示した値である. (44)式あるいは(46)式が, 本研究で得られた, 日射量からニホンナシ果実の生長を予測するためのモデルである.



第31図 パラメータ k_n の変動.

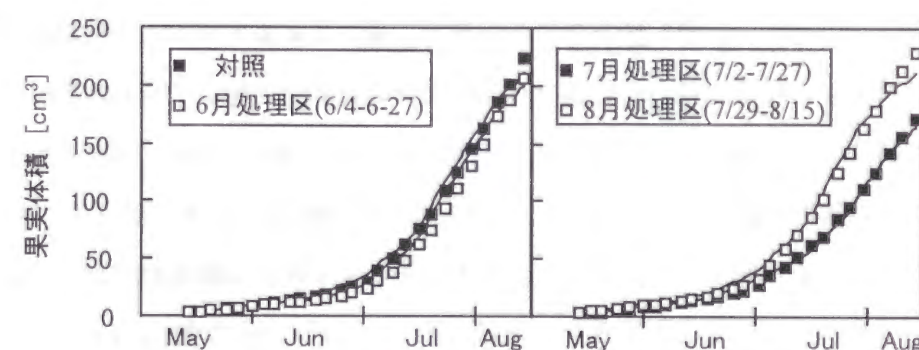
3. モデルの有効性の検討

実験1の結果から得られたモデルである(46)式およびパラメータ(k_n , p , b)の正当性を検討するため, これらを実験2の結果に適用する.

実験2において, 果実体積の実測値ならびに, (46)式に実測した日射量と V_{33} を代入して推定した果実体積の時期変化を第32図に示した. 推定値の方が満開123日後近くにやや低くなる傾向を残したものの, どの区においても実測値と推定値は全体としてほぼ一致した. 満開123

日後である最終値での誤差は5%以内であった. したがって, モデルの正当性は示された.

実測の果実体積および推定の果実体積において, 対照区と8月処理区の処理間差は小さかった(第32図)が, これは8月処理区の V_{33} が相対的に大きかったことが原因であった. 実測の果実生長量を, V_{33}^p で標準化した値と比較すると, 処理区は対照区よりも低く, 満開123日後では, 対照区109に対して6, 7, 8月処理区はそれぞれ102, 90, 98であった. 収穫期で処理区が低くなる原因は処理期間中に生長が劣ったためである. 6, 7, 8月処理区は満開33日後以降の日射量が互いにほぼ等しいに関わらず, 標準化された果実体積の低下量は異なり, 7月処理区は大きく6月処理区は小さかった. この差はモデルでは, 時期によって k_n が変化することと説明された.



第32図 果実体積の実測値(点)と推定値(線)(実験2).

考 察

1. 果実の発育について

実験1での満開期から収穫期までの日数は, 3.1節の実験や, 第19図に示した果樹試験場での栽培記録よりも長く, 123~135日であった. このような結果となったのは, 収穫を判定する地色調査において, カラーチャートとの比色に不慣れで, かつ, 調査間隔も3~6日と大まかであったためだと思われる. このように精度的に問題があるものの, 満開期から収穫期までの日数は, 処理間に大きな差はなかった. また, 第27, 28図の果実生長曲線は, 日射量の多少によりY軸方向に大きな差が現れているが, 幼果期に温度処理したときのような(第22図A), X軸方向の明確な差はなかった. これらのことから, 日射量が果実の発育に与える影響は小さいと考えられた. そのため本研究では果実生長と日射量の関係のみモデル化した.

3.1節の結果とあわせると, 細胞肥大型の発育は, 気温にも日射量にも影響されないといえる.

2. 変数 V_{33} について

ニホンナシにおいて, 幼果期に大きい果実はその後の生長量も大きいことはよく知られて

いる(田中ら, 1965). これは細胞分裂停止期に大きい果実は細胞数が多く, また, 細胞数が多い果実ほど大きくなる(細井ら, 1964; 遠山・林, 1957a)からである. したがって, (46)式のモデルにおいて, 概ね細胞分裂停止期にあたる満開後33日の果実体積 V_{33} を, 生長速度を決めるパラメータとして使用することは合理的である. 3.1節で述べたように果実の細胞数は貯蔵養分の影響が大きく, 気象要素だけでは評価できない. モデルでは V_{33} を実測することにより, その後の果実生長を大きく左右する細胞数を評価しようとしたものである. ただし, 3.1節で明示したように, 幼果期の気温の経過によっては細胞分裂停止期はこの時期になるとは限らない. この問題については3.3節で検討する.

3. 変数 S_d について

ニホンナシの摘果期以降の果実生長や収穫期の果実重と気象要因との関係を実験的または統計的に解析した報告では, 日射量または日照時間が果実の生長に有利に働くとしているものが多く(地寄ら, 1992; 遠藤, 1973a, 1975; 前川ら, 1989; 佐藤, 1968; 田辺ら, 1982), (46)式のモデルと同じ傾向である. 日射量がニホンナシ個葉の光合成速度を左右し(本條ら, 1990; 熊代ら, 1990b), その結果, 果実生長に関係することは明らかである. 日射量をかなり制限してもニホンナシの新梢量や出葉数は影響を受けない(本條ら, 1982)ため, 個葉の光合成量の相違が直接乾物生産量の差となって現れると思われる.

4. パラメータ k_n について

k_n は生長速度と日射量の仲立ちをする係数であり, また, k_n の時期変化は日射量の果実生長への影響力の変化を示す. そのため実験2において k_n が大きい時期に遮光した区ほど標準化された体積の生長がより妨げられた. 従来から果実の生長曲線は3タイプに分類され, ニホンナシの生長曲線は1重のシグモイド型に分類されている(中川, 1978). 本研究において, 果実の生長速度の時期変化に大きく影響する k_n の時期変化は, 階段状にしか算出されていないが, 真の変化は上に凸の曲線であることが第31図から推測できる. この k_n の変化曲線が, 生長曲線の微分形である生長速度の時期変化を上凸の曲線にし, その結果, 生長曲線を1重のシグモイド型にしている. これに対しニホンナシの生長曲線は完全なシグモイド型ではなく, 満開50日ごろまたは6月中旬に肥大がやや劣る時期があるという指摘が, いくつかの品種においてなされている(熊木, 1982; Nii, 1980; 渡辺ら, 1984). したがって, 本来ならこの時期に k_n が低下する可能性があるが, 今回の試験では体積の測定間隔が大まかで, この低下は明確に現れず, この時期の平均的な値しか得られなかった. しかし, 第31図からわかるように, この時期の k_n はかなり小さいため, 果実の生長量は非常に小さく, いずれにせよモデルによ

る果実の生長評価全体にはほとんど影響はないと思われる.

k_n が時期変化する主因は果実への同化産物の分配率が変化したためと考えられるが, ニホンナシの分配率の時期変化に関する研究は行われておらず, この分野での今後の成果が期待される. そのほか‘幸水’の新梢長(内野ら, 1989)や LAI(杉浦・本條, 1996b)が満開後80日過ぎまで増加していくことも示されており, LAI の変化を介して樹の乾物生産力が変化している可能性も高い. また, ニホンナシの個葉の光合成能力の時期変化も報告されている(平塚ら, 1985; 本條, 1991; 熊代, 1990b). よって, 以上の要因の重ね合わせにより k_n の時期変化が起きたと推測できる.

(46)式のモデルは, 同化産物が果実に転流することにより起きるという果実生長のひとつの側面を, 数式の上で再現するものであり, その樹の同化量と果実への分配およびその果実の生長する潜在的能力の評価に基礎をおいている. (46)式の $k_n \cdot S_d^b \cdot V_{33}^p$ は一日当たりの果実の生長量を表す部分である. このうち S_d^b は同化量を日射量から評価し, V_{33}^p は細胞数に関係の深い値であり, 果実の生長能力を評価する. k_n はこれらと果実体積とを関係付ける係数であり, 果実への同化産物の分配率や, LAI など同化量に影響を与える要素のうち, 日射量以外の要素の季節変化を表すパラメータである.

摘 要

細胞肥大型における果実発育・生長と日射量の関係を定量的に明らかにし, その関係をモデル化するために, 圃場栽植樹に対し日射量の制御試験をおこなった. 日射制御試験は2度行ない, それぞれモデルの構築およびモデルの正当性の検討にデータを供した. そして以下の結果を得た.

1. 日射量が果実発育に与える影響は検出できなかった.
2. 日射量が果実生長に与える影響は大きく, 任意の期間の1日あたり果実生長量は, その日の日射量を S_d とすると S^b ($b=0.639$) に比例した. その比例係数は時期によって異なり, 日射量が果実生長に及ぼす効果は時期によって異なることが示された.
3. 任意の期間の果実生長量は, 満開後33日の果実体積を V_{33} とすると, V_{33}^p ($p=0.580$) に比例した.
4. 以上の結果により, 満開33日以降の果実体積を V_{33} および S_d から予測するモデルを構築した. このモデルは別の日射制御試験にも適合し, その正当性が示された.

3.3 節 果実生長モデルの有効性の検討

これまでに、果実の発育・生長は細胞分裂停止期を境に生態反応が大きく異なり、細胞分裂速度は温度の影響を受け(3.1節)、細胞肥大は日射量(3.2節)に大きく左右されるが温度の影響は小さい(3.1節)ことが示された。

細胞分裂期の長さの変動は、満開期から収穫期までの日数の変動に直結する(3.1節)ため、満開期から収穫期までの日数により評価できる。この値は温度の影響を受け、(32)式でモデル化されている。しかし、実際には満開期から収穫期までの日数に年次・地域の差は小さいとされており、その原因として、細胞分裂期の気温の年次・地域間差が小さいことが予想された(3.1節)。ここではまず複数の地域の気温データを用いて、このことの検討を行う。

細胞分裂期の果実生長のモデル化は気温のほか貯蔵養分など気象以外の要因に大きく左右されるため困難であったが(3.1節)、実際に予測が必要なのは摘果がほぼ終了して着果果実が決まり、果径が2cm 前後になる満開1 か月以降である。この時期の果実生長は実験によってモデル化された((46)式)。このモデルの有効性、普遍性について明らかにするため、モデル作成を行った年次・地域以外の全国の複数の地点における栽培記録および気象データを(46)式に適用し、適合性を検討する。とくに異常気象年においても、果実生育の推定・予測に使用できる実用的なものであるか否かを明らかにする。

材料および方法

1. 栽培試験

ニホンナシ‘幸水’の栽培試験を果樹試験場(茨城県つくば市)内の圃場に栽植されている成木(棚仕立て)を対象として、1991, 1993, 1994年に3樹ずつ供試して行った。果実縦・横径の調査を満開33日後から収穫始期まで1~2週ごとに、ノギスを用いて行った。測定開始日に各年60果ずつ、中庸な大きさの果実の赤道部の一部にマーカーでラベルして、常に同じ部位の果径を測るようにした。途中で落果した果実は、解析には使用しなかった。摘果は満開後32~39日に行った。各樹ごとに樹冠占有面積を測定し、面積当たりの着果量を11果/m²とした。収穫は満開後130日前後に行い、収穫果の縦・横径および果実重を測定した。果实体積V[cm³]は実測した縦径h[cm]、横径w[cm]から、(31)式によって求めた。

全天日射量および気温は、果樹試験場内の気象観測露場で測定した。

2. 資料解析

茨城県、秋田県、富山県、佐賀県における‘幸水’の過去の果径調査データを各公立機関が公表している資料から求めた。茨城県農業総合センター園芸研究所(当時茨城県園芸試験場、稲敷郡阿見町)における1981-1988年の記録を、果樹試験成績書(昭和56-63年度)より、秋田県果樹試験場天王分場(南秋田郡天王町)における1981-1988年の記録を、秋田県果樹試験場業務報告(昭和56-63年度)より、富山県農業技術センター果樹試験場(魚津市)における1986-1993年の記録を、果樹に関する成績書(平成2-5年度)の記述および同場から提供していただいた生育調査記録より、佐賀県果樹試験場(小城郡小城町)における1986-1993年の記録を、業務報告(昭和61年度-平成5年度)より求めた。ただし、富山県の一部および佐賀県については果実横径のみの記載であった。

茨城県の日射量および気温は、果樹試験場の気象観測露場で測定した値を用いた。秋田、富山および佐賀県における日射量および気温は、気象庁月報から最寄りの気象官署(秋田、富山、佐賀の各地方気象台)の値を求めた。ただし、富山県の気温については同果樹試験場内に設置されているアメダス(魚津)の値を用いた。

満開後33日間の平均気温を求めるため1.3節で用いた果樹系統適応性・特性検定試験成績検討会資料〔落葉果樹〕(果樹試験場編)に記載されている埼玉県園芸試験場(1980-1990, 1993-1994年)と島根農業試験場(1983-1991年)‘幸水’の開花始・終日およびアメダス久喜(埼玉県園芸試験場)、出雲(島根農業試験場)の特別値(毎正時の気温)を再度使用した。

結 果

1. 果実径および重量の関係

以下の解析に必要なデータを得るため、栽培試験で得られた果実の縦径と横径の関係を両対数グラフ(第33図)にプロットした。調査期間における縦径hと横径wの関係はどの年次にも大きな差はなく、この範囲ではほぼ線形であった。この関係は回帰式から次のように示された。

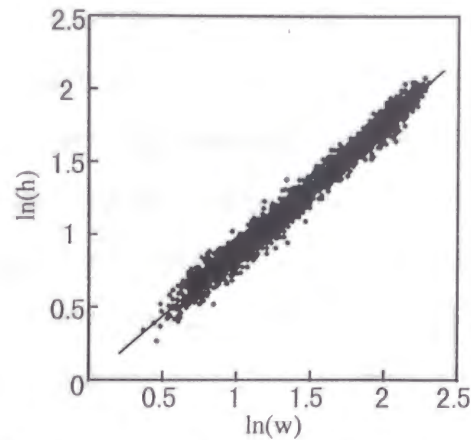
$$\ln(h)=0.886\ln(w)+0.00529 \quad (47)$$

よって

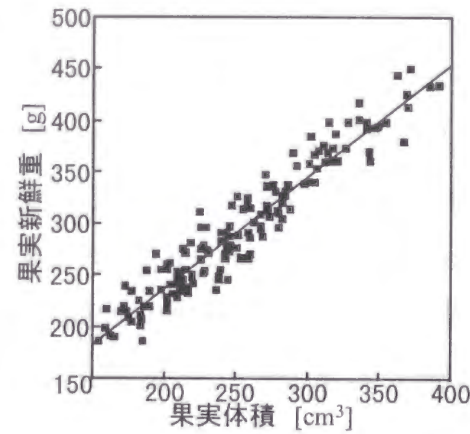
$$h=1.005w^{0.886} \quad (48)$$

また、収穫果実の新鮮重FW[g]と(31)式から推定した体積V[cm³]との関係はおおむね直線的であり(第34図)、この回帰式から次式が得られた。

$$FW=1.088V+18.93 \quad (49)$$



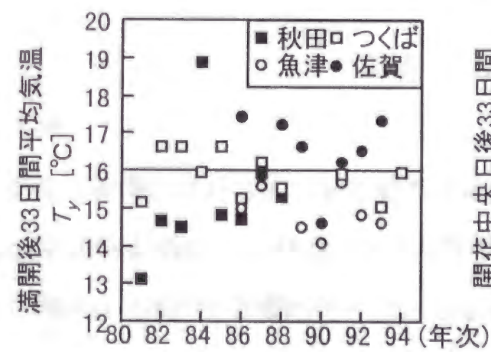
第33図 果実横径 w [cm]の対数と縦径 h [cm]の対数の関係. 直線は回帰線.



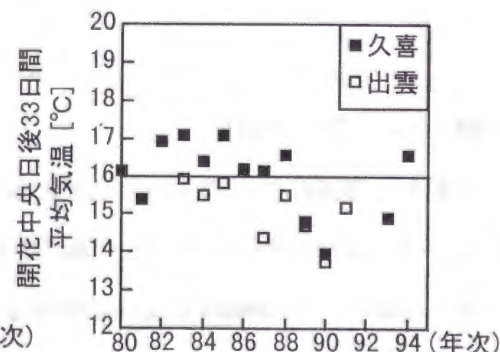
第34図 収穫期における果実体積と新鮮重の関係. 直線は回帰線.

2. 果実細胞分裂期の気温の検証

果実の生育データが得られた地域および年次の満開後33日間の平均気温 T_y [°C] は第35図のとおりであった。 T_y の年次、地域間差は非常に小さく、秋田県の1981年および1984年を除くと、すべて16°Cを中心として上下2°C以内であった。 (32)式を用いると、この温度範囲における満開期から収穫期までの日数は 127.4 ± 2.5 日間の狭い範囲であった。 また、第36図に1.3節で用いた久喜および出雲での開花中央日以降33日間の平均気温を示した。ほとんどが14~17°Cに分布した。以上のことから 実際の圃場では地域・年次による細胞分裂期の温度差が小さく、満開期から収穫期までの日数を大きく変えるほどではないことが示された。



第35図 各地域における満開後33日間平均気温 T_y .



第36図 久喜, 出雲における開花中央日後33日間平均気温.

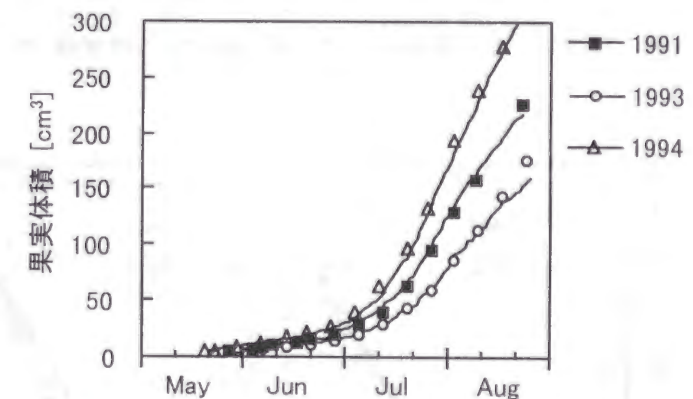
3. 果実生長モデルの検証

3.1 茨城県における適合性

(46)式および第31図に示したパラメータ k_n における適合性の検証のため、果樹試験場で栽培された樹の3年間(1991, 1993, 1994年)の実測の果実体積の変化、およびモデルから推定された果実体積(V_{33} および日射量の実測値を(46)式に代入した値)を示した(第37図)。果実生育期

における関東地方の気象条件は、1991年は6月に高温の傾向があったが、全体的には極端なものではなかったのに対し、1993年の7, 8月は異常な低温、寡照となり農作物に甚大な被害を与えた。1994年の7, 8月は逆に記録的な高温、多照となり、1993, 1994の両年は多くの気象官署で統計開始以来の最高・最低記録を更新した(北村, 1992, 1994, 1995)。果実もこの気象を反映して1993年は小さく、1994年は大きくなったが、モデルはいずれの年次においてもよく適合した。このことから、異常気象年におけるモデルの有効性が示された。

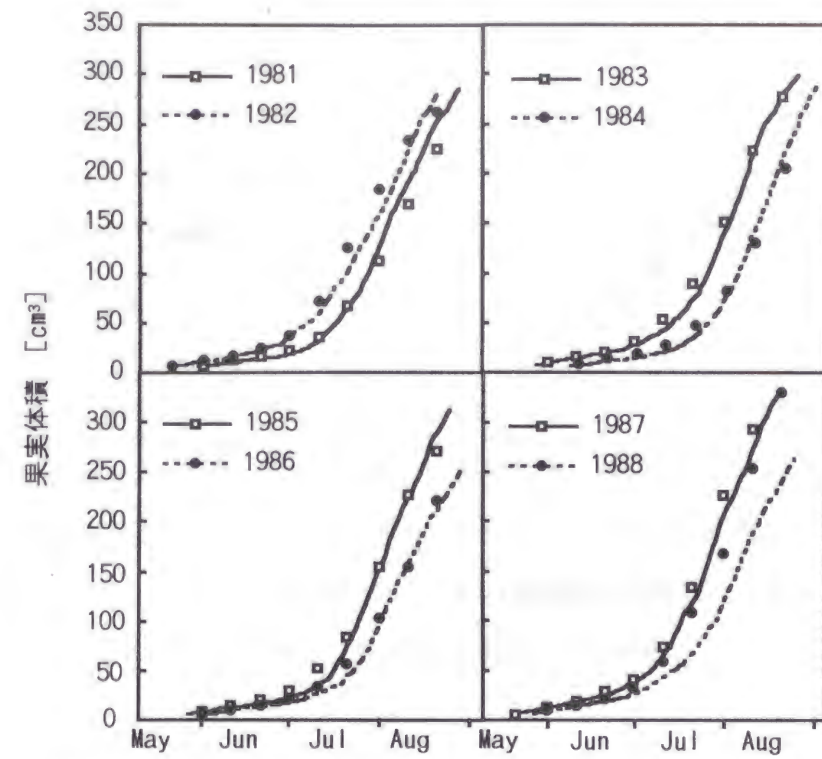
モデルを作成した年次(1989年)より前の栽培記録についても検討するため、第38図に茨城県の過去の栽培記録による果実体積とモデルからの推定値を示した。ただし、 V_{33} については記録がないので、満開後50日までの果実体積の実測値を(46)式の V_x に代入して、 V_{33} の値を逆算した。このとき満開後50日までの実測値が複数ある場合には、逆算された V_{33} の平均値を求めた。したがって、第38図の曲線は日射量および満開50日までの体積の実測値から果実生育を推定した値である。1988年に推定値が実測値を下回ったものの、他の年次では両者はほぼ一致していたといえる。



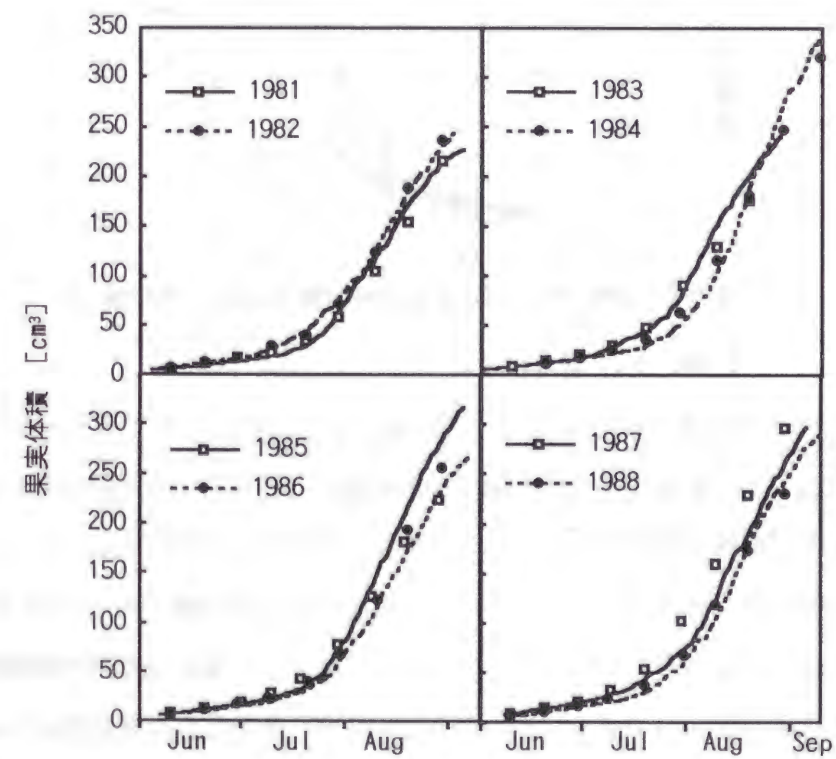
第37図 果樹試験場における果実体積の実測値(点)と推定値(線).

3.2 他の地域における適合性

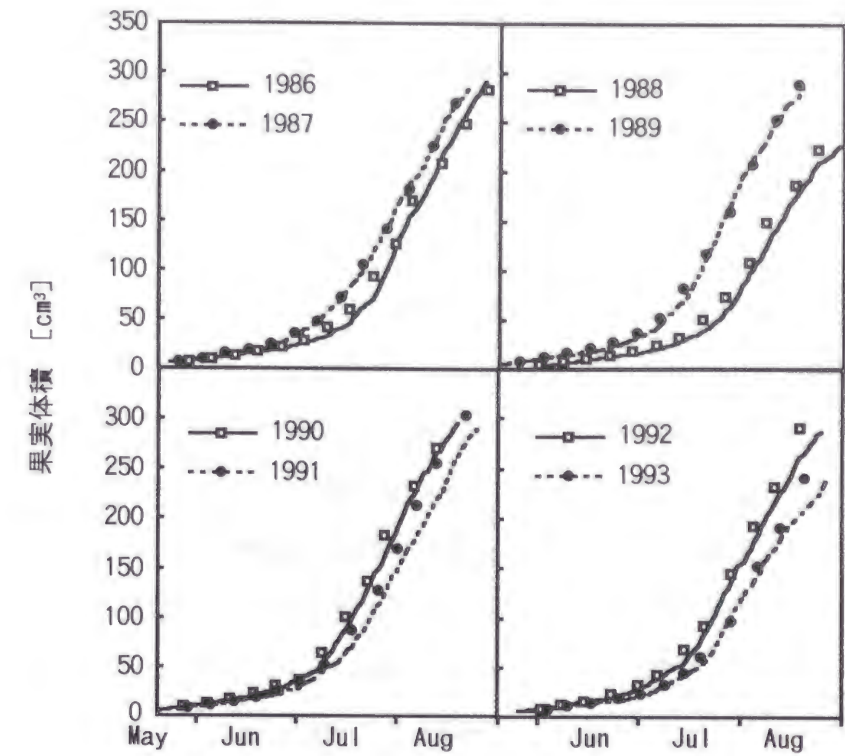
秋田県における果実体積の実測値と、(46)式および第31図に示したパラメータ k_n より推定した値の関係を第39図に、富山県での同関係を第40図に、佐賀県での同関係を第41図に示した。ここで富山県で横径しか得られなかった年次および佐賀県については、(31)式に(48)式を代入して果実体積の実測値を得た。これらはいずれも V_{33} の値は得られていないので、茨城県での1988年以前と同じ方法で V_{33} の値を得た。したがって、これらの県の果実体積推定値も満開50日までの実測値と日射量から求めたことになる。秋田県では推定値が実測値を1985年の終盤に上回り、1987年では下回ったが、他の年は実測値と推定値はおおむね一致していた。富山県では1991年に、佐賀県では1991年と1992年に推定値が実測値を下回る傾向があっ



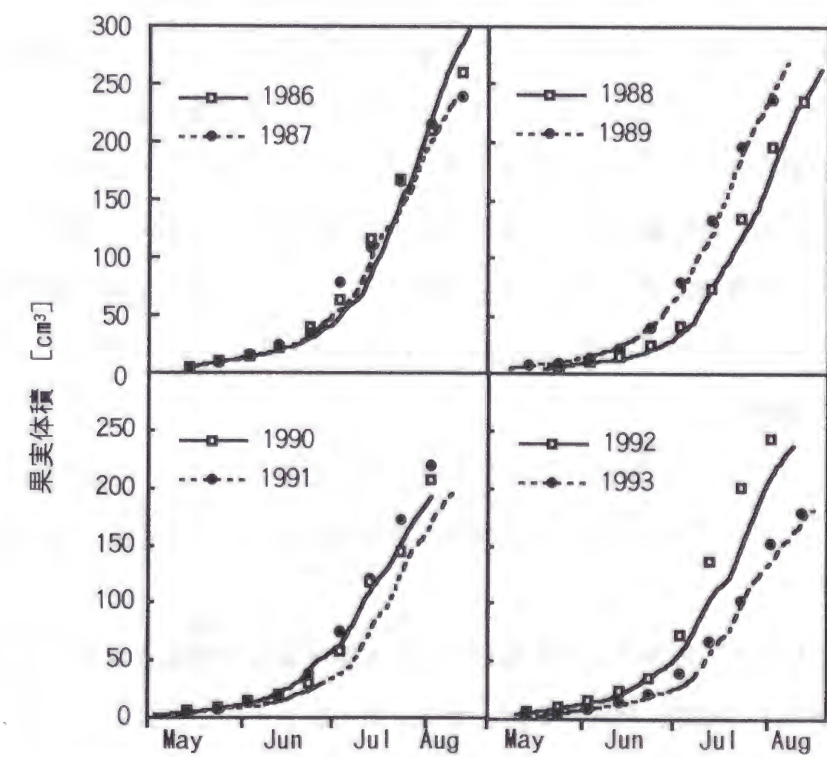
第38図 茨城県における果実体積の実測値(点)と推定値(線)。



第39図 秋田県における果実体積の実測値(点)と推定値(線)。



第40図 富山県における果実体積の実測値(点)と推定値(線)。



第41図 佐賀県における果実体積の実測値(点)と推定値(線)。

たが、他の年次はほぼ一致していた。以上のことから、茨城県以外の地域でも(46)式と第31図により、ほとんどの年次で、果実生長を推定できた。ゆえに気象要素からニホンナシの果実生長を予測するモデルとして、(46)式および第31図に示したパラメータ k_n は、地域・年次を越えて利用できるものであることが示された。

考 察

1. 気温について

満開期が秋田では5月中旬であるのに対し、佐賀では4月上中旬と約1か月もの差があるのにもかかわらず、満開後33日間の平均気温に大きな地域間差は現れなかった。町田(1982)は北海道から熊本県まで全国40地点における数年間の‘幸水’の開花日、収穫日を詳細に解析した結果、開花期から収穫期までの日数に地域・年次間差がないことを示した。こうなった原因は、ニホンナシ果実の生育期間が完全に遺伝的に決まっているのではなく、露地栽培では、満開後約1か月間の細胞分裂期の気温に、収穫期までの日数を左右するほどの地域・年次間差がないためであるといえる。一般に圃場栽培では‘幸水’は2～3週間かけて収穫されており、収穫日までの所要日数は、地域・年次間差より個体差の方がかなり大きいといえる。

(46)式のモデルは、細胞分裂停止期における細胞数の評価を、満開後33日の果実体積によって行うものである。細胞分裂期間の長さの変動が無視できない場合には、細胞分裂停止期を推定するモデルとリンクするようなモデルに修正することを必要とする。しかし、上記の結果は、細胞分裂期の長さも、地域・年次によってほぼ一定であることを示す。また、秋田県の1981年および1984年は収穫日までの所要日数を3～4日ずらす程度の低、高温であったが、それを無視しても果実体積の変化はモデルに適合した。したがって、施設内等の特殊温度環境下でない限り、(46)式のモデルで果実生長の予測が可能であると考えられる。

2. 日射量以外の要因

今回、予測に利用した(46)式では、気象要素のうち日射量のみがモデル化されている。他の気象要素のうち、すでに示したように気温は、細胞分裂期以外には果実生育に対する影響は小さい。

雨量も土壤水分を通じて果実生長に影響を及ぼす可能性をもつ気象要素である。降雨によってニホンナシ果実は一時的に肥大するが、翌日以降の肥大が抑えられることによって、その効果が相殺されてしまうことが知られている(遠藤, 1973a; 遠藤・小笠原, 1975; 金子ら, 1982)。したがって、土壤水分量がある水準を維持していれば、降雨の長期的な効果はないと

思われる。しかし、極端な土壤の乾燥がニホンナシの果実生長を低下させる場合もある(安藤・岩垣, 1937; 浦木・坂本, 1965)。1985年の秋田県において実測値が推定値を大きく下回ったが、この年の7月下旬から8月にかけて土壤が乾燥した可能性があり(秋田県果樹試験場, 1986)、このことが原因と考えられる。果樹園の土壤水分は、雨量以外に、灌漑施設の有無や土壤の水はけ等の要素によっても影響を受け、また、根群分布も樹体への水分供給に関係するため、土壤水分の果実生長に対する影響を気象要素のみから推定することは困難である。したがって、降雨の影響についてはモデルに取り入れていない。モデルでは土壤水分は、常時、十分にあることを前提としており、灌水施設をもたない園などで干害を受けた年次では、モデルは適合しないといえる。

気象要素以外にも、果実生長に影響を与えるものは多い。とくに樹冠占有面積当たり着果数や葉果比が、果実生長に顕著な影響を及ぼすことは、ニホンナシでもよく知られている(平田ら, 1980; 岸本, 1975; 松浦ら, 1976; 三好ら, 1976)。モデルでは樹冠占有面積当たり着果量を、‘幸水’において適当であると考えられている11果/m²(松浦ら, 1976)としているが、資料解析した地域での着果量は不明である。一般栽培では、収穫時の果実重を想定し、果そうや葉数当たりの着果数を決めて摘果作業を行うため、摘果期の面積当たり着果量に地域、年次間差が比較的小さいと考えられる。

花芽の不足や、晩霜害等の気象災害、病虫害、裂果等の生理障害により、着果数が慣行よりも減ってしまうことがある。このような場合にはモデルによる推定値と実際の果実生長が一致しないことが予想される。例えば、茨城県の1988年は実測値が推定値を上回ったが、この年は、黒星病による激しい落果が報告されており(茨城県病虫害防除所, 1989)、そのことが不一致の原因のひとつと考えられる。したがって、着果量などの栽培方法が顕著に異なる地域では、モデルに何らかの係数をかけて補正することが必要であろう。

3. モデルの拡張

モデルから推定されるのは果実体積 V_x である。この数値は生育途中での計測には便利であるが、とくに収穫期においては、体積よりも果実重の推定の方が実用的である。そこで収穫期の果実重を得たいときは、(46)式その他、(49)式を利用する。また、体積ではなく、果実横径の変化を推定したい場合は(31)、(48)式から

$$w = (5.968V/\pi)^{0.346} \quad (50)$$

よって満開後 x 日の横径 w_x [cm]は(46)、(50)式から

$$w_x = \{5.968(V_{33} + \sum_{d=33}^{x-1} k_n \cdot S_d^b \cdot V_{33}^p) / \pi\}^{0.346} \quad (51)$$

として推定できる。

摘 要

前節までに構築されたニホンナシの果実発育・生長を予測するモデルは、実験に基礎をおいた積み上げ型のモデルである。このモデルの実用性、普遍性を検証するため、秋田、茨城、富山、佐賀県における「幸水」の栽培記録および気象データを適用し、以下のような結果が得られた。

1. 満開後33日間平均気温は、地域・年次を越えてほぼ一定であった。このことによって、従来からいわれている、地域・年次によらず満開期から収穫期までの日数が一定であることの原因を明らかにした。
2. 果实体積を推定するモデルは、冷夏・寡照年や、異常高温・多照年の栽培データにもよく適合し、異常気象年における有効性が示された。また、各地で圃場栽培された樹のデータからもその普遍性が示された。
3. 予測された果实体積をもとに収穫期の果実重および横径の変動を予測するモデルを構築した。

総合考察

本研究の目的はニホンナシの生育予測や施設栽培における管理技術に有用な、実用的生育モデルを開発することであり、かつ、そのモデルは統計モデルや既成のモデルへの栽培データのあてはめによるものではなく、できる限り実験事実を積み上げて、実際の生態反応に基づいた予測のできる機構的なものとするものである。

植物の生育に多大な影響を与える気象の影響評価や生育予測のために、最も有効な手段が生育モデルによるシミュレーションである(高見, 1994)。発育・生長現象の多くは常時、気象によって左右されているため、高精度の予測のためには、日々の気象データをもとに、シミュレーションによってリアルタイムで予測ができる動的なモデルでなければならない。本研究では実証的研究をもとに、ニホンナシの芽の自発休眠覚醒、開花、果実生長を評価・予測するモデルを構築し、実際の栽培データを用いてその有効性を明らかにした。これらは、動的モデルの形態をとり、シミュレーションによる高精度な予測を可能としたもので、本研究の目的は達成された。

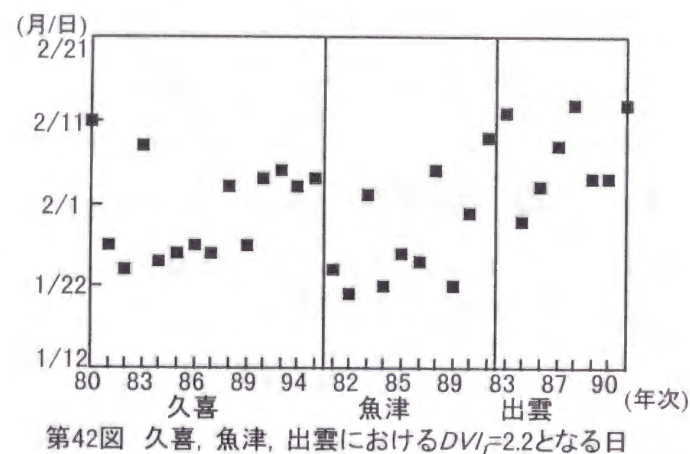
ここでは完成したモデルの実用性をより明らかにするために、近年、普及しているニホンナシの施設栽培技術への応用について検討・考察する。また、今回、開発したような果樹の生態反応に即した機構的モデルの研究が、果樹栽培学において果たす役割や将来の方向について検討する。

1. 施設栽培におけるモデルの活用

落葉果樹の施設栽培は歴史が比較的新しく、環境制御と生育の関係については試行錯誤の段階である。そのため、ニホンナシ栽培研究において、施設栽培は、現在、最も重要なテーマのひとつとなっている。また、施設栽培では、シミュレーション結果を環境制御にフィードバックできるため、予測モデルの利用価値は非常に高い。そこで本研究で開発されたモデルや実験事実をもとに、ニホンナシの施設栽培に関するこれまでの研究を再検討し、効果的な環境制御法を考える。

本研究の(1), (4)式における $DVI_l=1$ は、加温すれば開花が可能となる時期、 $DVI_l=2.2$ は低温の開花促進効果が、ほぼなくなる時期である。これらの時期がいつ頃であるのかを把握することは、実際にニホンナシの施設栽培を計画、実行する上で参考となろう。モデル作成に用いた久喜、魚津、出雲での $DVI_l=2.2$ の時期を第42図に示した。 $DVI_l=1$ (第9図)、 $DVI_l=2.2$ (第42図)となる時期は地域・年次による差が認められたが、概ね $DVI_l=1$ となるのは主に12月中下旬、 $DVI_l=2.2$ となるのは1月末から2月上旬であった。したがって、これらの地域では1

月上旬から加温可能であると考えられ、効率よく加温するためには2月中旬以降がよいと思われる。3月以降の加温ならば自発休眠覚醒期を推定する必要はないが、1、2月から加温するならば自発休眠覚醒期の推定をするべきであろう。ニホンナシではカンキツやブドウのような極端に早期加温する作型について本格的に研究される段階に至っておらず、ニホンナシの施設栽培に関する研究報告の多くが、3月に被覆を開始している。しかし、生産現場では加温開始がかなり前進しており、6月出荷を目標として1月(小浜, 1981)や2月上旬(弦間ら, 1991)から被覆、加温を開始する研究も試みられている。



開花期、満開期は温度管理法や被覆開始時期あるいは被覆前後の気象条件によって大きく異なり、同じ3月上旬から被覆・加温した研究でも、露地と比べ3週間の前進がみられたもの(伊藤ら, 1972) から5日以下の前進にとどまったもの(廣田ら, 1988)がある。また、開花期・満開期から収穫期までの日数も開花後の温度管理によって異なり、露地と比べ15日短縮したという報告(弦間ら, 1991)もあるが、その他の研究では数日の短縮あるいはほとんど露地と同じであった。収穫期までの日数に露地との差があまり現れない原因のひとつは、3月被覆・加温の場合、満開後は露地の気温もかなり上昇していることもあり、一般に露地とあまり差がないように温度管理されるからであると思われる。もうひとつの原因として、温度の果実発育に対する影響は、開花以前と比べ、開花後は小さくなることがあげられる。発育が温度の影響を受けるのは満開後約1か月間だけであり、この期間の昇温による生育日数短縮効果はモデル((31)式)から1℃の昇温につき1.24日と推定できる。渋谷・服部(1986)は、この時期の温度を被覆・加温により露地に比べ1℃高くしても収穫期までの日数の短縮効果はほとんどみられないが、3~4℃高くした場合は6日短縮したと報告している。これはモデルからの推定値に近い値である。開花前の昇温効果が開花期に与える影響をシミュレーションにより評価するため、1.3節で求めた久喜の気温に対し、開花中央日直前の33日間について、毎時1℃ずつ加え、

平均で1℃昇温させたときの予測開花期の変動を第3表に示した。1℃の昇温は平均3.2日開花期を早める効果がみとめられた。これは満開期以降33日間の昇温の効力の2~3倍に相当する。したがって、収穫日を早めるためには満開以前の温度管理が重要であり、満開後は必要以上に加温をしても熟期短縮のための効率は低いことが示された。ほとんどのニホンナシ施設栽培の研究では、幼果期の果実生長が良好であることを示している。これは被覆により幼果期に多少でも温度が高くなれば細胞分裂速度が速まることに起因し、長い果実生長期間からすれば数日の促進であっても、短い細胞分裂期間に同じ日数分、促進されれば、相対的に果実生長速度の差が大きく現れるためと考えられる。しかし、このことにより、最終的な細胞数が増加することではなく、大果が収穫できるわけではないことが、2.2節で示されている。

第3表 モデルから推定された開花中央日、実測温度(アメダス時別値)および実測温度+1℃についてシミュレーションした。

年次	実測温度	実測温度 +1℃	差
80	4/24	4/20	4
81	4/21	4/17	4
82	4/16	4/14	2
83	4/20	4/17	3
84	5/2	4/28	4
85	4/20	4/17	3
86	4/24	4/21	3
87	4/17	4/11	6
88	4/21	4/19	2
89	4/13	4/10	3
90	4/10	4/7	3
93	4/19	4/17	2
94	4/16	4/14	2

温度管理によって、満開後1か月間の温度が、露地における平均的温度である約16℃と大きく異なる場合には、収穫期に注意すべきである。果実表面色と地色の進行は必ずしも一致しないため(松浦・坂本, 1980)、表面色をみて収穫するのではなく、実際に地色で判断するか、あるいは地色とリンクする本研究のモデルから予測される収穫日に収穫しないと、過熟あるいは未熟果となる可能性がある。

一般にニホンナシの施設栽培では果実生長が劣り、露地に比べて収穫量が低下するため(鴨田, 1987)、着果量を露地栽培の80%程度とするよう指導したり(柴田ら, 1993)、GA 処理をすることが多い(及川ら, 1987; 渋谷・服部, 1986; 内野ら, 1989)。また、この問題の解決のため、補光(柴田ら, 1993)あるいは炭酸ガス施用(猪俣ら, 1993)がニホンナシ施設で研究さ

れている。収量の低下は被覆施設内の遮光率が30%前後(柴田ら, 1993; 内野ら, 1989)であることに起因していると考えられる。着果量を減らさない場合, 30%の遮光条件下では(46)式から果実生長は約20%低下することになる。ただし, これは生育期間中被覆し続けた場合であり, 被覆を幼果期のみに制限すれば, 収穫期の果実の大きさは劣らない(伊藤ら, 1972; 廣田ら, 1983, 1988)。被覆除去時期を早めるほど収穫果実重が大きくなることも報告されている(渋谷・服部, 1986; 佐久間ら, 1995)。果実生長のためには幼果期までに被覆をはずすか, 時期的に加温が必要であっても, k_n の値が小さく果実生長に対する日射量の効率が比較的小さい, 満開後60~70日までに被覆を除去できる作型が望ましい。長期の被覆は樹勢の低下を招き(杉浦ら, 1991a), また, 樹内の貯蔵養分量を減少させるため(内野・弦間, 1990), 翌年の果実生長にも影響を及ぼす。

2. 機構的モデルの果樹栽培研究における役割と将来の方向

機構的モデルは植物の発育・生長を生理的, 生態的に解析してその実体を数式に表現したものであり, 本研究はできる限りその手法をとっている。あらゆる条件で正確に発育・生長を予測できる理想的なモデルは, 実際に植物体内で起きている種々の酵素反応をコンピューター内ですべて再現するものである。しかし, 休眠期の芽の温度反応や発育のメカニズムについての研究は, 各国で精力的になされているにもかかわらず, 基礎的な部分の多くはいまだ解明されていない(Seeley, 1994)。ニホンナシにおいても, 水分・糖(高馬・北沢, 1953), 内生生長調節物質(田村ら, 1992a, 1993a), タンパク質(木元ら, 1994; 田中ら, 1996), 酵素活性(木元ら, 1992; 田村ら, 1992b), 脂質代謝(弦間ら, 1993; 平野ら, 1995), 呼吸(平野ら, 1995; 田村ら, 1992a), 細胞膜の透過性(杉浦ら, 1992)などの変動あるいは混合芽におけるわずかな径や重量の生長(Banno *et al.*, 1986)に関して報告されてはいるが, いずれも断片的なものである。もし休眠期の生理が明確に解明され, 休眠のステージを評価する生理的指標が得られれば, より実体に即したモデルが開発できるであろう。逆に生態反応を忠実に表現するモデルの研究が進めば, 植物体内部で起きている現象をモデルから推測できる可能性もある。

休眠期において休眠打破剤(森元・熊代, 1978, 田村ら, 1993b)など植調剤処理の研究が行われている。これらの処理を行う時期や効果を検討するときには, 暦日を基準とするのではなく, モデルから得られる発育ステージ(DVI_1 , DVI_2)を基準にすれば再現性の高い研究になる可能性が高い。

果実生長のメカニズムは光合成産物の収支すなわち生産, 消費, 貯蔵, 分配という観点でとらえることができる。本研究の果実生長モデルもそれを表現したものといえる。しかし,

休眠期において混合芽の発育に影響を及ぼす要因が, 温度にほぼ特定されるのに対し, 果実生長に影響を及ぼす因子は, 気象要素のほか植物体の状況や栽培管理法など無数にある。本研究の果実生長モデル((46)式)は日射量, 幼果の径を変数としてもち, また, 3.3節において土壤水分および着果量の影響について考察した。そのほかのニホンナシ果実生長に影響を及ぼす要因の栽培学的研究は非常に多く, 樹齡(渡辺ら, 1984), 側枝配置密度(金子ら, 1988), 樹冠占有率(山田ら, 1991), 側枝年齡(多比良ら, 1993; 田村ら, 1990), 側枝径(坂井ら, 1989), 摘果方法・時期(川嶋ら, 1994; 前川ら, 1989), えき花芽利用率(水戸部ら, 1991), 肥料(細井ら, 1964; 細井・石田, 1964; 細井ら, 1965)など多岐におよぶ。これらの研究は断片的であり, また, 多くは定性的研究であるため, 量的な評価に結びつけるのは難しい。しかし, 果実生長の実体を表現する機構的モデルは, これらの断片的研究を統合することも可能である。たとえば着果量を増減させた場合, (46)式におけるパラメータ k_n がどのように変動するかを実験によって明らかにし, 着果量と k_n の関係を数式化できれば, 着果量以外の要因について研究しなくても, 定量的, 統合的な研究となる。他の要因についても同様であり, 各要因が果実生長に与える影響を研究する際には, ただ定性的な比較試験をするのではなく, 着果量など栽培条件を本研究に近い状態とし, 日射量を測定することによって対象としている要因がモデルのパラメータに与える影響を評価することは可能である。このような研究を続けければ, モデルはより応用範囲の広いものに発展し, また, ばらばらに行われている栽培研究がひとつの体系に集約されることになる。このように機構的モデルの研究は応用の幅が広く, 果樹栽培学において今後発展させるべき分野であると考えている。

総 括

果樹生産は栽培技術が発達した現在でも気象の影響を強く受けるため、その影響を定量的に評価し、生育を予測する技術開発の重要性は高い。また、施設栽培の環境制御を効率よく行うためには、環境の影響を定量的に評価するシステムを必要とする。本研究はニホンナシ (*Pyrus pyrifolia* Nakai) の気象生態反応について研究し、気象要素から量的に生育予測を行うことができる産業的に有用なモデルの開発を目的としたものである。これまでに果樹の生育予測モデルの研究はあるが、その多くは、あらかじめモデルの形を決めておき、実際の栽培データから統計処理によってそのパラメータを決めてゆく「トップダウン型」であるため、式の形が実体をどの程度表しているのか不明であり、また、データの範囲を超える極端な気象条件下では外挿的な予測となるため異常気象年における精度が問題となる。このような問題を解決するため、本研究では生態実験によってニホンナシの発育・生長と関連する複雑な環境要因から単一の要因を抽出し、その要因と発育・生長の関係をできる限り実証的に示すとともに、そのデータを積み上げて、果樹の生態反応を、実体に即して再現する機構的なモデルを構築した。

1. 休眠期の発育

自発休眠覚醒期や開花期の予測は、施設栽培の温度管理において欠かせない技術であり、露地栽培においても受粉作業や防霜対策、病虫害防除等を効果的に行うために重要である。

自発休眠覚醒期および開花期を予測するモデルを開発するため、ニホンナシのポット栽植樹に温度処理を行なうことにより、自発休眠期および他発休眠期の発育速度を実測し、気温との関係を明らかにした。自発休眠期の発育速度は6℃以下で最も速く、他発休眠期の発育速度は31℃までは高温ほど速かった。この結果より‘幸水’の自発休眠覚醒期を予測するための下記の発育速度モデルが得られた。このモデルの有効性は、露地における自発休眠覚醒モデルを適用することにより示された。

実験によって得られた自発休眠期および他発休眠期の発育速度モデルを接続し、‘幸水’の開花中央日(開花始日および開花終日の中間の日)を予測する下記の発育速度モデルを得た。両モデルの接続法は、過去の栽培記録の解析によって検討した。このモデルは埼玉、富山、島根県の栽培記録とわずか1.36日の推定誤差で一致し、実用に十分な精度が得られた。

また、従来法の低温要求量、チルユニット、有効積算温度、温度変換日数法も発育速度モデルの特殊な場合であることを数学的に示した。

2. 果実の発育・生長

果実の収穫期を予測することは収穫、選果、出荷計画の立案にとって必要であり、収穫果実の大きさを予測することによって、補正摘果を効率的に実施できる。これらの予測技術は普及指導あるいは行政、市場・流通関係者にとっても有用な情報を提供する。

果実の発育・生長の機構的モデル開発のためには細胞レベルでの検討が必要であるため、スンプ法あるいは顕微鏡ビデオカメラを利用した細胞画像観察法を開発し、大量の果実細胞の調査を可能にした。この手法を用いて、果実の細胞分裂と温度の関係を解析した結果、細胞分裂期は高温ほど期間が短縮されるが、分裂速度が速まり、果実の最終的な細胞数には温度の影響は現れないことが明らかになった。

果実の発育・生長と気象要素の関係を明らかにするため、温度処理試験および日射量制御試験を行った。その結果、細胞分裂期においては高温ほど果実の発育が速まるが、細胞肥大期では、果実の発育・生長には温度の影響がないことが示された。また、果実の収穫期を予測する下記のモデルが構築された。

日射量が果実発育に与える影響は検出されなかったが、日射量が果実生長に与える影響は大きく、任意の期間の1日あたり果実生長量は、その日の日射量を S_d とすると S^b ($b=0.639$) に比例することが示された。また、任意の期間の果実生長量は、満開後33日の果実体積を V_{33} とすると、 V_{33}^p ($p=0.580$) に比例することが示された。以上の結果から、満開後33日以降の果実生長を予測する下記のモデルが開発された。このモデルに複数の県における過去の栽培記録を適用し、その普遍性が示された。また、モデルは冷夏・寡照年や、異常高温・多照年にもよく適合した。

3. モデル

本研究で開発された主なモデルを以下に示した。これらはいずれもニホンナシ‘幸水’についてのモデルである。

3.1 自発休眠覚醒期を予測するモデル

12℃以下の気温に遭遇していない時点の混合芽の発育ステージを $DVI_t=0$ 、自発休眠から覚醒した時点での発育ステージを $DVI_t=1$ とする。また、気温を t [℃]、自発休眠期の発育速度を DVR_t [h^{-1}] とすると、

$$DVI_t = \sum DVR_t$$

$$t \leq 6 \text{ のとき } DVR_t = 1.333 \cdot 10^{-3}$$

$$6 < t \leq 9 \text{ のとき } DVR_t = 2.276 \cdot 10^{-3} - 1.571 \cdot 10^{-4} \cdot t$$

$$9 < t \leq 12 \text{ のとき } DVR_t = 3.448 \cdot 10^{-3} - 2.874 \cdot 10^{-4} \cdot t$$

12< t のとき $DVR_f=0$

3.2 開花中央日を予測するモデル

12℃以下の気温に遭遇していない時点の混合芽の発育ステージを $DVI_f=0$, 開花中央日の発育ステージを $DVI_f=0.9$, 気温を $t[℃]$, とすると,

$$DVI_f = \sum DVR_f$$

$DVI_f \leq 2.2$ のとき $DVR_f=0$

$DVI_f > 2.2$ のとき $DVR_f=DVR_2$

$t \leq 20$ のとき $DVR_2=2.078 \cdot 10^{15} \exp\{-12094(t+273)^{-1}\}$

$20 < t$ のとき $DVR_2=338.2 \exp\{-3474(t+273)^{-1}\}$

3.3 収穫期を予測するモデル

満開期から収穫期までの日数を Y , 満開後33日間の平均気温を $T_y[℃]$ とすると,

$$Y = -1.24T_y + 147.2$$

3.4 果実生長を予測するモデル

満開後 x 日の体積を $Vx[cm^3]$, 満開後33日の果実体積を $V_{33}[cm^3]$, 1日の日射量を $S_d[MJ \cdot m^{-2} \cdot day^{-1}]$, $p=0.580$, $b=0.639$ とすると,

$$Vx = V_{33} + \sum_{d=33}^{x-1} k_n \cdot S_d^b \cdot V_{33}^p$$

ここで k_n は時期によって変化をする(第31図)パラメータである. すなわち, 満開後33日から46日までは $k_n=0.025$, 以下60日までは0.030, 67日までは0.061, 74日までは0.098, 81日までは0.143, 88日までは0.260, 95日までは0.355, 101日までは0.387, 109日までは0.374, 116日までは0.359, 123日までは0.285である.

また, 収穫果実の新鮮重 $FW[g]$ は上式により推定した体積 $V[cm^3]$ から次式により得られる.

$$FW = 1.088V + 18.93$$

使用記号

本研究では気象要素, および気象要素に対し変数と扱われる記号を斜体で, 気象要素に対して定数となる記号および数学記号(ln, exp など)は立体で表記した.

A		他発休眠期における発育速度モデルのパラメータ
a		$\ln [(V_{123}-V_{33})/V_{33}^p]$ と $\ln S$ の関係を示す回帰式の Y 切片
$\alpha (\alpha > 0)$		DVI_f の起算時を示すパラメータ
A_n		標準化された生長量とその期間の日射量との関係を表す係数
a_n		$\ln [(V_{n+1}-V_n)/V_{33}^p]$ と $\ln(S_n)$ の関係を示す回帰式の Y 切片
B		他発休眠期における発育速度モデルのパラメータ
b		$\ln [(V_{123}-V_{33})/V_{33}^p]$ と $\ln S$ の関係を示す回帰式の傾き(=0.639)
b_n		$\ln [(V_{n+1}-V_n)/V_{33}^p]$ と $\ln(S_n)$ の関係を示す回帰式の傾き
C_n		正方形の周上の細胞数
CSSI	[mm]	(細胞の大きさ)+(細胞間隙の大きさ)を表す指数
D_e	[day]	常時, 標準温度 T_e で推移したときの開花までの日数
DH	[℃・h]	有効積算温度
DVI_1		自発休眠期における混合芽の発育ステージ
DVI_2		他発休眠期における混合芽の発育ステージ
DVI_f		開花期を推定するための混合芽の発育ステージ
DVR_1	[h ⁻¹]	自発休眠期における混合芽の発育速度
DVR_2	[h ⁻¹]	他発休眠期における混合芽の発育速度
DVR_{2E}	[h ⁻¹]	標準温度での発育速度
DVR_f	[h ⁻¹]	開花期を推定するための発育速度
DTS	[day]	温度変換日数
E_a	[J・mol ⁻¹]	見かけの活性化エネルギー
FVGR	[cm ³ ・day ⁻¹]	果実体積生長速度(1日あたりの果実体積生長量)
FW	[g]	収穫果実の新鮮重
h	[cm]	果実縦径
k_n		FVGR と S_d および V_{33} の仲立ちをする係数
L	[mm]	CSSI を得るため描いた正方形の周の長さ

m	[day]	n 番目の測定期間の日数
N_l	[h]	自発休眠覚醒までに必要な時間(恒温処理時)
N_2	[h]	開花までに必要な時間(恒温処理時)
N_r	[h]	自発休眠覚醒までに必要な時間(低温要求量)
p		p_r を加重平均した共通の傾き(=0.580).
p_r		$\ln(V_{123}-V_{33})$ と $\ln V_{33}$ の関係を示す回帰式の傾き
q_r		$\ln(V_{123}-V_{33})$ と $\ln V_{33}$ の関係を示す回帰式の Y 切片
q'_r		$\ln(V_{123}-V_{33})$ と $\ln V_{33}$ の関係を示す回帰式の Y 切片
R	[8.314J \cdot K $^{-1}\cdot$ mol $^{-1}$]	気体定数
r		寒冷紗の透過率
S	[MJ \cdot m $^{-2}$]	満開後33日から123日までの積算日射量
S_a	[MJ \cdot m $^{-2}$]	満開後33日から123日までの全天日射量
S_{at}	[MJ \cdot m $^{-2}$]	遮光処理期間中の全天日射量
S_d	[MJ \cdot m $^{-2}\cdot$ day $^{-1}$]	1日の日射量
S_n	[MJ \cdot m $^{-2}$]	各測定期間の日射量
S_t	[MJ \cdot m $^{-2}$]	遮光処理期間中の日射量
T	[k]	絶対温度
t	[$^{\circ}$ C]	気温(または処理温度)
t_0	[$^{\circ}$ C]	発育零点
T_E	[K]	標準温度(発育速度)
T_e	[k]	標準温度(温度変換日数)
T_r	[$^{\circ}$ C]	低温要求量の計算のための基準温度
T_y	[$^{\circ}$ C]	満開後33日間の平均気温
V	[cm 3]	果実体積
V_{123}	[cm 3]	満開後123日の果実体積
V_{33}	[cm 3]	満開後33日の果実体積
V_{er}	[cm 3]	満開33日後の体積で標準化されたその後の果実生長量
V_n	[cm 3]	n 回目の調査日における果実体積
V_x	[cm 3]	満開後 x 日の果実体積
w	[cm]	果実横径

w_x	[cm]	満開後 x 日の果実横径
Y	[day]	満開期から収穫期までの日数

引用文献

- 秋田県果樹試験場編. 1986. 果樹栽培の一般経過と概要. 秋田果樹試業務報告. 29 : 1-21.
- Anderson, J. L. and E. A. Richardson. 1987. The Utah chill unit/flower bud phenology models for deciduous fruit : Their implication for production in subtropical areas. *Acta Hort.* 199 : 45-49.
- Anderson, J. L., E. A. Richardson and C. D. Kesner. 1986. Validation of chill unit and flower bud phenology models for 'Montmorency' sour cherry. *Acta Hort.* 184 : 71-78.
- 安藤茂市・岩垣駛夫. 1937. 灌水が和梨二十世紀樹の生育並に果実の發育, 形質に及ぼす影響. 和梨灌水試験成績(第2報). 園学雑. 8 : 252-268.
- 青木秋広・金子友昭・山崎一義. 1985. ニホンナシの開花日の予測について. 栃木農試研報. 31 : 77-86.
- 青野靖之・佐藤和美. 1996. 休眠解除過程を考慮した西日本におけるウメの開花日の推定. 農業気象. 52 : 125-134.
- Arnold, C. Y. 1959. The determination and significance of the base temperature in a linear heat unit system. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 74 : 430-445.
- 浅野聖子・奥野 隆. 1990. ニホンナシ「幸水」、「豊水」の自発休眠覚醒時期と低温要求量. 埼玉園試研報. 17 : 41-46.
- Ashcroft, G. L., E. A. Richardson and S. D. Seeley. 1977. A statistical method of determining chill unit and growing degree hour requirements for deciduous fruit trees. *HortScience.* 12 : 347-348.
- Banno, K., S. Hayashi and K. Tanabe. 1986. Morphological and histological studies on flower bud differentiation and development in Japanese pear(*Pyrus serotina* Rehd.). *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 55 : 258-265.
- Batjer, L. P., H. D. Billingsley, M. N. Westwood and B. L. Rogers. 1957. Predicting harvest size of apples at different times during the growing season. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 70 : 46-57.
- Bruchou, C. and M. Genard. 1996. Modelling the assimilate transfer and fruit growth in peach tree. *Acta Hort.* 416 : 89-93.
- Brundell, D. J. 1976. The effect of chilling on the termination of rest and flower bud development of the Chinese gooseberry. *Scientia Hort.* 4 : 175-182.
- Campbell, R. K. and A. I. Sugano. 1979. Genecology of bud-burst phenology in douglas-fir : response to flushing temperature and chilling. *Bot. Gaz.* 140 : 223-231.

- 地寄 誠・小野祐幸・竹澤邦夫. 1992. ニホンナシの果実肥大予測に関する研究. 園学雑. 61 別1 : 150-151.
- Considine, J. A. 1978. Stereology of the dermal system of fruit. *J. Microscopy.* 113 : 61-68.
- Considine, J. A. and R. B. Knox. 1981. Tissue origins, cell lineages and patterns of cell division in the developing dermal system of the fruit of *Vitis vinifera* L. *Planta.* 151 : 403-412.
- Couvillon, G. A. and A. Erez. 1985. Influence of prolonged exposure to chilling temperatures on bud break and heat requirement for bloom of several fruit species. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 110 : 47-50.
- Couvillon, G. A. and C. H. Hendershott. 1974. A characterization of the "After-rest" period of flower buds of two peach cultivars of different chilling requirements. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 99 : 23-26.
- Davis, L. D. and M. M. Davis. 1948. Size in canning peaches. The relation between the diameter of cling peaches early in the season and at harvest. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 51 : 225-230.
- Dejong, T. M. and J. Goudriaan. 1989. Modeling peach fruit growth and carbohydrate requirements : Reevaluation of the double-sigmoid growth pattern. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 114 : 800-804.
- Dejong, T. M., R. S. Johnson and S. P. Castagnoli. 1990. Computer simulation of the carbohydrate economy of peach crop growth. *Acta Hort.* 276 : 97-104.
- Dennis, F. G. Jr. 1994. Dormancy—What we know(and don't know). *HortScience.* 29 : 1249-1255.
- 遠藤融郎. 1973a. 和ナシ果実の日肥大周期に関する研究. (第1報)果径の日肥大周期と気象要因との関係. 園学雑. 42 : 91-103.
- 遠藤融郎. 1973b. 和ナシ果実の日肥大周期に関する研究. (第2報)果径の日肥大周期に及ぼす發育前期の夜温の影響. 園学雑. 42 : 188-200.
- 遠藤融郎. 1974. 和ナシ果実の日肥大周期に関する研究. (第3報)果実の日肥大周期に及ぼす發育後期の夜温の影響. 園学雑. 42 : 295-304.
- 遠藤融郎. 1975. 和ナシ果実の日肥大周期に関する研究. (第4報)果実の日肥大周期に及ぼす遮光の影響. 園学雑. 43 : 347-358.
- 遠藤融郎・小笠原静彦. 1975. 和ナシ果実の日肥大周期に関する研究. (第5報)果実の日肥大周期と降雨および散水处理との関係. 園学雑. 43 : 359-367.
- Erez, A. and S. Lavee. 1971. The effect of climatic conditions on dormancy development of peach buds. I. Temperature. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 96 : 711-714.

- Fisher, D. V. 1962. Heat units and number of days required to mature some pome and stone fruits in various areas of North America. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 80 : 114-124.
- Fuchigami, L. H. and C. C. Nee, 1987. Degree growth stage model and rest-breaking mechanisms in temperate woody perennials. *HortScience*. 22 : 836-845.
- 福井謙一郎・石田博人・小西 護. 1994. 温度変換日数法による日本ナシ‘二十世紀’の開花予測. *兵庫農技研報*. 42 : 67-72.
- Gandar, P. W., A. J. Hall and H. N. de Silva. 1996. Deterministic models for fruit growth. *Acta Hort.* 416 : 103-111.
- Genard, M., J. G. Huguet and R. Laurent. 1996. Modelling the fresh matter accumulation for peach fruit growth. *Acta Hort.* 416 : 95-101.
- 弦間 洋・蛭町陽子・岩堀修一. 1993. 加温ハウス栽培ニホンナシ‘幸水’の芽の休眠と脂質代謝. *園学雑*. 62別1 : 158-159.
- 弦間 洋・前田千穂・内野浩二・大友忠三. 1991. ニホンナシ‘幸水’の加温ハウス栽培における生理生態的特性について. *園学雑*. 60別1 : 88-89.
- 弦間 洋・西田 剛・内野浩二・大垣智昭. 1989. ニホンナシ‘幸水’の簡易被覆栽培における花芽分化・発達について. *園学雑*. 58別2 : 156-157.
- Haun, J. R. and D. C. Coston. 1983. Relationship of daily growth and development of peach leaves and fruit to environmental factors. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 108 : 666-671.
- 林 真二・脇坂幸雄. 1956. 二十世紀梨の貯蔵養分並びに養分転換期. *農及園*. 31 : 333-335.
- 平野勝久・弦間 洋・岩堀修一. 1995. 加温前歴の異なるニホンナシ‘幸水’の休眠芽の覚醒、脂質代謝並びに呼吸量. *園学雑*. 64別2 : 138-139.
- 平田尚美・赤山喜一郎・林 真二. 1981. 日本ナシの果実発育と温度環境に関する研究. (第1報)幼果期(果肉細胞分裂期)における温度の影響. *園学要旨*. 昭56秋 : 74-75.
- 平田克明・秋元稔万・小林英郎. 1980. 日本梨幸水, 新水の品種特性及び生産力増強に関する研究. *広島果樹試研報*. 6 : 19-34.
- 平田尚美・林 真二・黒岡 浩. 1974. カキ果実の発育ならびに成熟に関する生理学的研究. (第2報)翌年の果肉細胞の分裂と肥大および成熟果実の大きさと品質におよぼす秋季摘葉の影響. *鳥取大農学研報*. 26 : 15-27.
- 平田尚美・佐々木修・高橋英吉・平塚 伸. 1982. 日本ナシの果実発育と温度環境に関する研

- 究. (第2報)早期保温とケミコン剤の併用による果実肥大と熟期促進. *園学要旨*. 昭57春 : 116-117.
- 平田尚美・赤山喜一郎・高橋英吉・平塚 伸・新山敏昭. 1983. 日本ナシの果実発育と温度環境に関する研究. (第3報)幼果期における昼夜温の変化と幸水果実の発育特性. *園学要旨*. 昭58春 : 142-143.
- 平塚 伸・榛沢英昭・平田尚美・高橋英吉. 1985. 酸素電極法を用いた日本ナシの光合成測定. 果そう葉および発育枝葉における光合成特性. *農及園*. 60 : 1539-1540.
- 広瀬竜郎・三宅 博・戸塚 績. 1991. 瞬間接着剤を用いた気孔の型取り観察法について. *日作紀*. 60別1 : 150-151.
- 廣田隆一郎・田久保義和・稲富和弘. 1988. 日本ナシのビニルトンネル被覆栽培に関する研究. 第3報 果実の肥大に関する2, 3の要因について. *佐賀果樹試研報*. 10 : 103-117.
- 廣田隆一郎・田久保義和・高田広生. 1983. 日本ナシのビニルトンネル被覆栽培に関する研究. 第2報 二十世紀・新水・幸水の果実発育について. *佐賀果樹試研報*. 8 : 53-63.
- 本條 均. 1991. 果樹の生理生態におよぼす光および温度の影響に関する研究. 大阪府大学位論文.
- 本條 均・鴨田福也・朝倉利員. 1982. 異なる気象条件下における果樹の生育と各種形質の変異. (第2報)受光量を制限したナシ樹の新しょうと葉の発育. *園学要旨*. 昭57春 : 106-107.
- 本條 均・杉浦俊彦・菅谷 博. 1994. 1993年夏の異常天候による果樹栽培への影響. *農業気象*. 49 : 291-296.
- 本條 均・朝倉利員・鴨田福也・中川行夫. 1983. 人工気象室における果樹の発育反応. (第1報)人工気象室の特性とニホンナシ幼木の生育の特徴. *果樹試報A*. 10 : 91-113.
- 本條 均・壽 和夫・朝倉利員・鴨田福也. 1990. ナシ赤星病り病葉の光合成・呼吸特性. *園学雑*. 59 : 99-105.
- 堀江 武・中川博視. 1990. イネの発育過程のモデル化と予測に関する研究. 第1報 モデルの基本構造とパラメータの推定法および出穂予測への適用. *日作紀*. 59 : 687-695.
- 細井寅三・石田雅士. 1964. 細胞組織学的にみたナシ果実の発育と肥料三要素との関係. (第2報)果肉細胞の分裂期および肥大期における三要素の施用効果について. *園学雑*. 33 : 96-100.
- 細井寅三・石田雅士・寺沼公士. 1965. 細胞組織学的にみたナシ果実の発育と肥料三要素との

- 関係。(第3報)枝梢内炭水化物ならびに窒素の組成と果肉細胞の分裂増殖との関係. 園学雑. 33 : 311-315.
- 細井寅三・門屋一臣・湯田英二. 1964. 細胞組織学的にみたナシ果実の発育と肥料三要素との関係。(第1報)4カ年継続の砂耕試験成績. 園学雑. 33 : 29-34.
- 茨城県病害虫防除所編. 1989. 主要業務に関する事項. 果樹. p. 91-113. 昭和63年度業務年報.
- 今井俊治・赤坂信二・藤原多見夫. 1989. ナシ‘幸水’幼果期の環境要因と果実, 幹径の日変化. 園学雑. 58別2 : 164-165.
- 猪俣雄司・八重垣英明・倉橋孝夫・下山博之・本條 均・鈴木邦彦. 1993. 炭酸ガス施用がニホンナシ‘幸水’の果実品質及び新梢伸長に及ぼす影響. 果樹試報. 25 : 77-85.
- 猪瀬敏郎・伊丹 清・向井武勇. 1972. 生長調節物資が日本ナシの単為結実と果実の発育におよぼす影響. 埼玉園試報. 3 : 26-32.
- 石田雅士・稲葉昭次・傍島善次. 1973. モモ果実の発育に関する生理学的研究. I. 果実発育に伴う組織学的変化. 京都府大報農学. 25 : 1-7.
- 石原 邦・西原武彦・小倉忠治. 1971. 水稻葉における気孔の開閉と環境条件との関係. 第1報 気孔開度の測定法について. 日作紀. 40 : 491-496.
- 伊藤大雄. 1991. 休眠覚醒を考慮した桑萌芽過程の反応速度論的モデル. 日作紀. 60 : 47-56.
- 伊藤武義・河野良洋・小豆沢斉. 1972. 梨ハウス栽培に関する研究. (第1報)生育と果実肥大について. 中国農研. 44 : 51-54.
- 泉谷文定・田中敏美. 1972. ナシの発芽および開花時期の予測について. 園学要旨. 昭47秋 : 48-49.
- Kajiura, I., K. Suzuki and T. Yamazaki. 1975. Color chart for Japanese pear (*Pyrus serotina* var. *culta* Rehder). HortScience. 10 : 257-258.
- 果樹試験場編. 1984. 落葉果樹育成系統適応性検定試験・特性検定試験調査方法. p. 1-11. 果樹試験場. つくば.
- 鴨田福也. 1987. 果樹施設栽培の現状と問題点. 農業気象. 42 : 391-395.
- 金子友昭・松浦永一郎. 1990. 気温によるニホンナシ幸水の果実肥大予測法. 栃木農試研報. 37 : 43-48.
- 金子友昭・橋本 誠・青木秋広. 1982. ニホンナシ幸水果実の肥大特性と裂果発生との関係. 栃木農試研報. 28 : 75-84.

- 金子友昭・山崎一義・三坂 猛・青木秋広・松浦永一郎. 1988. ニホンナシ幸水のせん定後の適正な側枝の配置密度について. 栃木農試研報. 35 : 51-62.
- Kawase, M. 1961. Growth substances related to dormancy in *Betula*. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 78 : 532-544.
- 川嶋 徹・新山敏昭・松田 亨・平野門司. 1994. ニホンナシ「幸水」の摘果方法に関する研究. 富山農技センター研報. 14 : 37-48.
- 木元悦也・田村文男・田辺賢二. 1992. ニホンナシ‘二十世紀’における芽の休眠の深さと代謝に関連した酵素活性との関係. 園学雑. 61別2 : 222-223.
- 木元悦也・田村文男・田辺賢二・板井章浩. 1994. 自発休眠期におけるニホンナシ花芽中のタンパク質の変化. 園学雑. 63別1 : 162-163.
- 岸本 修. 1975. カキとナシにおける摘果の適正範囲と最適果重の推定. 園学雑. 43 : 368-376.
- 北村 修. 1992. 1991(平成3)年の日本の天候の特徴. 農業気象. 48 : 69-75.
- 北村 修. 1994. 1993(平成5)年の日本の天候の特徴. 農業気象. 50 : 33-41.
- 北村 修. 1995. 1994(平成6)年の日本の天候の特徴. 農業気象. 51 : 159-165.
- 小林一雄. 1986. 発育. p. 155. 農業気象学会編. 農業気象用語解説集. 農業気象学会.
- Kobayashi, K. D. and L. H. Fuchigami. 1983. Modelling temperature effects in breaking rest in red-osier dogwood (*Cornus sericea* L.). Ann. Bot. 52 : 205-215.
- Kobayashi, K. D., L. H. Fuchigami and M. J. English. 1982. Modelling temperature requirements for rest development in *Cornus sericea*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 107 : 914-918.
- 小浜礼孝. 1981. 太陽熱蓄熱加温による早生ナシ(幸水)の6月出荷. 農及園. 56 : 1533-1534.
- 高馬 進. 1953. 落葉果樹の自発休眠に関する研究. (I)自発休眠期の開始, 完了並びに自発休眠の深さについて. 信州大紀要. 1 : 189-204.
- 高馬 進・北沢昌明. 1953. 落葉果樹の自発休眠に関する研究. (II)自発休眠と体内成分消長との関係について. 信州大紀要. 1 : 205-221.
- 金野隆光・杉原 進. 1986. 土壌生物活性への温度影響の指標化と土壌有機物分解への応用. 農環研報. 1 : 51-68.
- 熊木 茂. 1980. 二十世紀ナシの生育予測に関する研究. (第I報)開花始日の予測について. 新潟園試研報. 10 : 1-13.
- 熊木 茂. 1982. 二十世紀ナシの生育予測に関する研究. (第II報)果実の生長曲線とその特性に

- ついて. 新潟園試研報. 11 : 31-44.
- 熊代克巳・千葉直史・塚原卓郎. 1990a. リンゴ, ナシ, モモ及びブドウの葉の純光合成速度とその関連要素について. 信州大農紀要. 27 : 15-26.
- 熊代克巳・塚原卓郎・阪本祐一. 1990b. 携帯型装置による果樹葉の光合成及び蒸散速度の測定. 信州大農紀要. 26 : 63-78.
- Lakso, A. N., L. C. Grappadelli, J. Barnard and M. C. Goffinet. 1995. An exponential model of the growth pattern of the apple fruit. J. Hort. Sci. 70 : 389-394.
- Lombard, P. B., C. B. Cordy and E. Hansen. 1971. Relation of post-bloom temperatures to 'Bartlett' pear maturation. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96 : 799-801.
- 町田 裕. 1982. ニホンナシ品種 '新水', '幸水', '豊水' の平年の開花日と収穫日に関する全国分布図. 果樹試報A. 9 : 25-42.
- 前川哲男・服部吉男・小林 昇. 1989. ニホンナシの生育予測法の策定と着果管理および収穫適期判定法の確立. 三重農技センター研報. 17 : 11-24.
- 松浦永一郎・坂本秀之. 1980. ニホンナシ "豊水" の成熟特性と収穫適期判定. 栃木農試研報. 26 : 111-118.
- 松浦永一郎・金子友昭・坂本秀之. 1976. ナシ幸水の高品質維持と鳥害防止に関する研究. 栃木農試研報. 21 : 69-84.
- 水戸部満・浅野聖子・酒井雄作・奥野 隆・向井武男. 1991. ニホンナシ新品種の整枝せん定法の基準化による生産力の向上に関する研究. 埼玉園試研報. 18 : 67-79.
- 三好恒和・村岡邦三・星川三郎・川口松男. 1976. 日本ナシ幸水の良品安定生産のための諸要因について. 群馬園試報. 5 : 47-60.
- 森元福雄・熊代克巳. 1978. 薬剤処理による落葉果樹の休眠打破に関する研究. 信州大農紀要. 15 : 1-17.
- 森山修実・福田博之. 1988. リンゴふじの果実肥大と細胞の大きさの関係. 東北農研. 41 : 237-238.
- Mullins, M. G. and G. L. Godley. 1976. Replicas of cut surfaces of apples as an aid in estimating cell size and cell number. J. Hort. Sci. 51 : 433.
- 村岡邦三・三好恒和. 1990. ナシの開花予測. 群馬農業研究D園芸. 5 : 45-48.
- 中川昌一. 1978 : 果樹園芸原論. p. 237-242. 養賢堂. 東京.

- 中川行夫. 1972. 果樹の開花・成熟期の予想. 園学要旨. 昭47春 : 130-131.
- 中川博視・堀江 武. 1995. イネの発育過程のモデル化と予測に関する研究 第2報 幼穂の分化・発育過程の気象的予測モデル. 日作紀. 64 : 33-42.
- Nakagawa, S. and Y. Nanjo. 1965. A morphological study of Delaware grape berries. J. Jap. Soc. Hort. Sci. 34 : 85-95.
- Nii, N. 1980. Seasonal changes in growth and enlargement of the Japanese pear fruit, *Pyrus serotina* cv Shinseiki, in relation to vascular bundle development in the pedicel and flesh. J. Hort. Sci. 55 : 385-396.
- 新居直祐. 1989. 果樹・果実の形態機構と発育(1). 農及園. 64 : 876-882.
- 新居直祐・中島三夫. 1978. 日本ナシ果実の肥大成長と果柄部維管束の発達との関係. 園学要. 昭53秋 : 140-141.
- 新居直祐・中島三夫. 1988. ウメ '白加賀' の果肉細胞の分裂・容積増大と果実の肥大成長. 名城大農学報. 24 : 37-43.
- 西元直行. 1993. ナシの低温遭遇時間と休眠覚醒. 九農研. 55 : 227.
- 西元直行・木崎賢哉・藤崎 満. 1995. 接ぎ木法によるニホンナシの低温要求量の解明. 園学雑. 64別2 : 140-141.
- 及川 悟・大沼 康・川原田忠信. 1987. ナシのハウス栽培による果実成熟と樹体生育に関する研究. 東北農研. 40 : 251-252.
- 小元敬男・青野靖之. 1989. 速度論的手法によるソメイヨシノの開花日の推定. 農業気象. 45 : 25-31.
- 小野祐幸・金野隆光・田村良文. 1987. 永年作物の感温特性に関する研究. (第1報)果樹の開花における感温特性. 園学要旨. 昭62秋 : 72-73.
- 小野祐幸・金野隆光・奥野 隆・浅野聖子. 1988a. 日本ナシの催芽・開花まで日数への温度の影響. 農業気象. 44 : 203-208.
- 小野祐幸・金野隆光・田村良文・鴨田福也・杉浦俊彦・奥野 隆・浅野聖子. 1988b. 永年作物の感温特性に関する研究. (第2報)ナシの開花期予測. 園学要旨. 昭63春 : 142-143.
- 小野祐幸・金野隆光・田村良文・鴨田福也・杉浦俊彦・奥野 隆・浅野聖子・工藤郁也. 1988c. 永年作物の感温特性に関する研究. (第5報)ナシの催芽・出らい・開花における感温特性値の評価. 園学要旨. 昭63秋 : 144-145.

- Pratt, C. 1988. Apple flower and fruit : Morphology and anatomy. Hort. Rev. 10 : 273-308.
- Ragland, C. H. 1934. The development of the peach fruit, with special reference to split-pit and gumming. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 31 : 1-21.
- Richardson, E. A., J. L. Anderson and R. H. Campbell. 1986. The omnidata biophenometer (TA45-P) : A chill unit and growing degree hour accumulator. Acta Hort. 184 : 95-100.
- Richardson, E. A., S. D. Seeley and D. R. Walker. 1974. A model for estimating the completion of rest for 'Redhaven' and 'Elberta' peach trees. HortScience. 9 : 331-332.
- Richardson, E. A., S. D. Seeley, D. R. Walker, J. L. Anderson and G. L. Ashcroft. 1975. Pheno-climatography of spring peach bud development. HortScience. 10 : 236-237.
- 坂井健輔・岡田眞二・松尾智義・酒井彰一. 1989. 幸水の簡易被覆による高品質生産安定技術の確立. 九農研. 51 : 239.
- 佐久間文雄・梅谷 隆・多比良和生・片桐澄雄・檜山博也. 1995. ニホンナシ '豊水' のみつ症発生に及ぼす果実生長初期の高温とジベレリンの影響. 園学雑. 64 : 243-249.
- 鮫島良次・岩切 敏. 1987. 気象と大豆の生育動態に関する研究 (1)開花までの期間における発育速度と日長・気温の関係. 農業気象. 42 : 375-380.
- 佐藤 守. 1992. 地域に対応した気象要因によるナシ '幸水' の生育予測. 東北農研. 45 : 195-196.
- 佐藤幸雄. 1968. 温度および日照が二十世紀ナシ樹の生育ならびに果実の肥大・品質に及ぼす影響. 鳥取果樹試研報. 6 : 1-19.
- Saure, M. C. 1985. Dormancy release in deciduous fruit trees. Hort. Rev. 7 : 239-300.
- Seeley, S. D. 1994. Dormancy—The black box. HortScience. 29 : 1248.
- Shaltout, A. D. and C. R. Unrath. 1983. Rest completion prediction model for 'Starkrimson Delicious' apples. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 108 : 957-961.
- 柴田精治・小池 明・長谷部秀明. 1993. 補光がハウス栽培のナシ '幸水' の果実発育, 品質および新梢伸長に及ぼす影響. 徳島果樹試研報. 21 : 1-13.
- 渋谷久治・服部吉男. 1986. ナシ幸水の簡易被覆栽培に関する研究. 三重農技センター研報. 14 : 29-43.
- Sinnott, E. W. 1939. A developmental analysis of the relation between cell size and fruit size in cucurbits. Amer. J. Bot. 26 : 179-189.
- Spiegel-Roy, P and F. H. Alston. 1979. Chilling and post-dormant heat requirement as selection

- criteria for late-flowering pears. J. Hort. Sci. 54 : 115-120.
- 杉浦俊彦・本條 均. 1996a. ニホンナシ果実生長の日射および気温からの予測モデルによる実証的研究. 園学雑. 65 : 505-512.
- 杉浦俊彦・本條 均. 1996b. ニホンナシ日射吸収率の変動. 農業気象講演要旨. 1996年 : 248-249.
- Sugiura, T. and H. Honjo. 1997. A dynamic model for predicting the flowering date developed using an endodormancy break model and a flower bud development model in Japanese pear. J. Agr. Met. 52 : 897-900.
- Sugiura, T., H. Honjo and M. Horimoto. 1995. Measuring fruit cell size and estimating changes in the number of fruit cells by replica or video microscope. HortScience. 30 : 270-271.
- 杉浦俊彦・本條 均・菅谷 博. 1995. ニホンナシの果実生育と気温の関係について. 農業気象. 51 : 239-244.
- 杉浦俊彦・本條 均・小野祐幸・朝倉利員・鴨田福也・佐久間文雄. 1993. ニホンナシの果実生長と日射量の関係のモデル化. 農業気象. 48 : 329-337.
- 杉浦俊彦・本條 均・菅谷 博・林 公彦・川瀬信三・神尾真司. 1994. 果樹の自発休眠期の発育速度について. 農業気象講演要旨. 1994年 : 302-303.
- 杉浦俊彦・本條 均・吉田 均・尾関 健・吉田 亮・北村光康. 1996. ニホンナシ果実の細胞分裂停止期および細胞数に対する温度の影響について. 園学雑. 65別2 : 166-167.
- 杉浦俊彦・猪俣雄司・本條 均・鴨田福也・朝倉利員・佐久間文雄. 1991a. ニホンナシの花芽及び新梢の生育におよぼす日射量の影響について. 園学雑. 60別1 : 86-87.
- 杉浦俊彦・小野祐幸・鴨田福也・朝倉利員・奥野 隆・浅野聖子. 1991b. ニホンナシの自発休眠覚醒期から開花期までの発育速度モデルについて. 農業気象. 46 : 197-203.
- 杉浦俊彦・太田政隆・富田 晃・武井和人・本條 均・朝倉利員. 1992. 落葉果樹の芽における細胞膜の透過性の変化について. 園学雑. 61別2 : 18-19.
- 田上隆一. 1993. 地域農業情報システムの構築について. 2010年の都市農業. 農業気象学会関東支部創立40周年記念シンポジウム講演要旨. 7-17.
- 多比良和生・佐久間文雄・檜山博也. 1993. ニホンナシ '豊水' の側枝年齢の違いと収量, 果実品質及びみつ症発生との関係. 茨城園研研報. 1 : 1-9.
- 高見晋一. 1994. 生育モデル. p. 174-189. 農業気象学会編. 新しい農業気象・環境の科学. 養

賢堂, 東京.

高野泰吉・中島三夫. 1977. ナシ果実の肥大と枝葉の発育との関連について. 園学要旨. 昭52秋: 102-103.

瀧下文孝・福田博之・工藤和典. 1993. リンゴ果実重の推定法と理論曲線による生育特性の検討. 果樹試報. 25: 57-75.

田村文男・田辺賢二・伴野 潔. 1992a. 低温処理がニホンナシ‘二十世紀’の芽の休眠の深さ, 呼吸および内生生長調節物質に及ぼす影響. 園学雑. 60: 763-769.

田村文男・田辺賢二・池田隆政. 1993a. ニホンナシ‘二十世紀’の芽の休眠の深さとABAとの関係. 園学雑. 62: 75-81.

田村文男・田辺賢二・板井章浩. 1995. ニホンナシ数品種の芽の自発休眠の特徴. 園学雑. 64別1: 162-163.

田村文男・池田隆政・田辺賢二・伴野 潔. 1992b. 休眠覚醒期におけるニホンナシ花芽のペルオキシダーゼIsozymeバンドパターンの変化. 園学雑. 61別1: 146-147.

田村文男・田辺賢二・伴野 潔・池田隆政. 1993b. ニホンナシ‘二十世紀’の芽の休眠打破に及ぼす高温処理の影響. 園学雑. 62: 41-47.

田村文男・田辺賢二・林 真二・伴野 潔. 1990. ニホンナシ‘二十世紀’の側枝年齢と果実発育との関係. 園学雑. 59: 91-97.

田辺賢二・林 真二・伴野 潔・村尾和博. 1982. 果樹園の光環境とナシ“二十世紀”の果実品質. 園学要旨. 昭57秋: 64-65.

田中章雄・米山寛一・山田満男. 1965. 日本梨果実の発育と気象条件の統計学的関係. 鳥取果樹試研報. 3: 48-62.

田中 寛・田村文男・田辺賢二・板井章浩. 1996. ニホンナシの芽における自発休眠の深さとタンパク質の変化との関係. 園学雑. 65別2: 170-171.

田附明夫・崎山亮三. 1984. 着果状態におけるキュウリ果実の体積推定と生長解析. 園学雑. 53: 30-37.

遠山正瑛・林 真二. 1953. 二十世紀梨果実の発育に就て. 鳥取農学報. 10: 1-7.

遠山正瑛・林 真二. 1957a. 和梨果実の発育に関する研究. (第1報)果肉細胞分裂, 肥大の品種間差異並びに果実の大きさと果肉細胞の関係について. 園学雑. 25: 274-278.

遠山正瑛・林 真二. 1957b. 和梨果実の発育に関する研究. (第2報)摘葉処理と果肉細胞の分裂

及び肥大について. 園学雑. 25: 279-282.

Tukey, H. B. and J. O. Young. 1939. Histological study of the developing fruit of the sour cherry. Bot. Gaz. 100: 723-749.

内野浩二・弦間 洋. 1990. ハウス栽培におけるニホンナシ‘幸水’の器官別乾物重構成, 貯蔵養分および花芽着生の特徴. 園学雑. 59: 503-508.

内野浩二・弦間洋・福島正幸・大垣智昭. 1989. ハウス栽培におけるニホンナシ‘幸水’の果実発育と樹体生理について. 園学雑. 58: 499-506.

浦木松寿・坂本 庵. 1965. 梨園土壌の水管理に関する研究. (第3報)果樹園土壌の夏季乾燥と灌水に関する試験. 鳥取果樹試研報. 3: 19-31.

若原勝二. 1996. 寒候期予報の解説. 気象. 40(11): 14-17.

渡辺幸夫・山本正幸・檜山博也・飯島克信・辛島紀男・足立元三・星野正和. 1984. 茨城県における果樹の品種生態に関する研究. (第1報)ナシの品種生態について. 茨城園試研報. 12: 95-112.

Weinberger, J. H. 1950. Chilling requirements of peach varieties. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 56: 122-128.

Weinberger, J. H. 1969. The stimulation of dormant peach buds by a cytokinin. HortScience 4: 125-126.

Welte, H. F. 1990. Forecasting harvest fruit size during the growing season. Acta Hort. 276: 275-282.

Williams, M. W, H. D. Billingsley and L. P. Batjer. 1969. Early season harvest size prediction of 'Bartlett' pears. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 94: 596-598.

Williams, R. R., G. R. Edwards and B. G. Coombe. 1979. Determination of the pattern of winter dormancy in lateral buds of apples. Ann. Bot. 44: 575-581.

Wit, C. T. de, R. Brouwer and F. W. T. P. de Vries. 1970. The simulation of photosynthetic systems. Proc. of the IBP/PP, Technical Meeting. p. 47-70. PUDOC. Trebon.

八木正允・垣花和夫・吉田慈道. 1996. 1995(平成7)年の日本の天候の特徴. 農業気象. 52: 155-162.

山田健悦・金子友昭・三坂 猛・高橋健夫・松浦永一郎. 1991. ニホンナシ幸水の樹冠占有面積率と収量・品質との関係. 栃木農研報. 38: 101-108.

Yamaki, S. and K. Matsuda. 1977. Changes in the activities of some cell wall-degrading enzymes during development and ripening of Japanese pear fruit(*Pyrus serotina* Rehder var. *culta* Rehder).

Plant & Cell Physiol. 18 : 81-93.

築取作次・三次武満・山田満男. 1960. 梨の人工受粉に関する研究. 鳥取果樹試研報. 1 : 1-27.

吉村不二男. 1962. 冬季の気温が落葉果樹の休眠におよぼす影響. (第6報)モモ, ナシ, ブドウ
およびカキの休眠の完了に必要な低温量. 園学雑. 30 : 351-356.

Zelitch, I. 1961. Biochemical control of stomatal opening in leaves. Proc. Nat. Acad. Sci. 47 :
1423-1433.